ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SÉRIE T. 12 1990 Nos 3-4

Juillet-Septembre/Octobre-Décembre 1990

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris
Directeur : Professeur J. Fabriès

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

- pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-36-41.
- pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-37-01. C.C.P. Paris 9062-62.
- pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-34-38.

Abonnements pour l'année 1990 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1 600 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 920 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 430 F.
Section C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 430 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **12**, 1990, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), nos 3-4

SOMMAIRE — *CONTENTS*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., 12, 1990 (1991),
section C, nᵒˢ 3-4 : 243-277.

Stratigraphie, faunes de mammifères et magnétostratigraphie du Néogène de Sinap Tepe, Province d'Ankara, Turquie

par Sevket SEN

Résumé. — Sinap Tepe (Yassiören) et ses environs, situés à une soixantaine de kilomètres au nord-ouest d'Ankara, sont connus par leur richesse en mammifères néogènes, mais aussi par la présence d'un primate Hominoïde, *Ankarapithecus meteai* Ozansoy, 1965. Cependant, la stratigraphie des formations sédimentaires et leurs faunes demeurent à présent mal connues ; de même, des contradictions subsistent quant à la chronologie de ces dépôts et l'âge des gisements des mammifères. Dans le secteur de Sinap Tepe, on distingue deux formations sédimentaires séparées par une discordance : Formation de Pazar à la base, recouverte par la Formation de Sinap. Seule cette dernière a livré des mammifères néogènes dans ses trois membres successifs distingués par OZANSOY (1955, 1965). Dans le présent travail, les listes fauniques révisées de tous les gisements de Sinap Tepe sont présentées et leurs âges respectifs discutés à la lumière de nouveaux critères biochronologiques. Il apparaît que la faune de Sinap inférieur est corrélable avec le Miocène moyen terminal (zones mammaliennes MN 7 ou MN 8), celles de Sinap moyen pourraient être attribuées au Vallésien inférieur (MN 9) et enfin celle de Sinap supérieur au Pléistocène inférieur. Ce travail décrit également une faunule de micromammifères, la première trouvée dans le secteur de Sinap Tepe. Elle contient *Schizogalerix sinapensis* n. sp., cf. *Ochotona* sp., *Byzantinia dardanellensis*, *Cricetulodon hartenbergeri*, *Myomimus dehmi* et *Atlantoxerus* sp. L'étude magnétostratigraphique d'une section de 50 m d'épaisseur, recouvrant essentiellement le membre de Sinap moyen, a révélé la succession de deux zones de polarité, normale suivie d'une inverse. Ces zones de polarité ne peuvent être corrélées avec la longue période à polarité normale, qui s'étale de 10,30 à 8,98 Ma, mais avec une période antérieure à celle-ci. Ce résultat est en faveur d'un âge vallésien inférieur pour les faunes de Sinap moyen. De cette étude, on peut aussi déduire un fort taux de sédimentation pour la série de Sinap moyen, confirmant ainsi qu'il n'y a pas de différence d'âge significative entre les diverses localités de Sinap moyen.

Abstract. — The Sinap Tepe area, also mentioned under the name of Yassiören, is about sixty kilometers NW of Ankara. The mainly fluviatile deposits of this area have yielded well diversified mammalian faunas including a Hominoid primate *Ankarapithecus meteai* Ozansoy, 1965. However, our knowledge of the stratigraphy and mammals of these deposits still remains quite poor because of the erroneous and/or contradictory interpretations. Most of the mammalian taxa described by OZANSOY up to 1965 need revision together with a study of specimens collected later and still unpublished. First of all, this paper presents the stratigraphy of sedimentary deposits of the Sinap area. Only the Sinap Formation is fossiliferous while the underlying Pazar Formation has not yielded mammals. A review of the faunas discovered in the three members of the Sinap Formation has been presented. From this synthesis, it appears that the fauna from the Lower Sinap Member can be correlated with the latest Middle Miocene (mammalian zones MN 7 or MN 8), those from the Middle Sinap with the early Vallesian (MN 9) and the poor fauna of the Upper Sinap with the early Pleistocene. Remains of small mammals found in the Locality 1 of the Middle Sinap Member are also described. This fauna contains *Schizogalerix sinapensis* n. sp., cf. *Ochotona* sp., *Byzantinia dardanellensis*, *Cricetulodon hartenbergeri*, *Myomimus dehmi* et *Atlantoxerus* sp. The magnetostratigraphy of a 50 meters thick section across this locality has been studied. This section covers almost the whole Middle Sinap Member. It reveals only two polarity zones, normal then reverse. Taking into account the biostratigraphic data, we have to correlate this polarity succession with a part of the geomagnetic time scale between at most 12 and 9 Ma. The possibility of correlation with the long normal period of Chron 11 (Anomaly 5 equivalent from 10.30 to 8.98 Ma) is

excluded, while the period just before 10.30 Ma contains several alternating short normal and reverse episodes, as in the Middle Sinap polarity succession. Such a hypothesis of correlation is in agreement with the early Vallesian age of the faunas. These results also indicate a high sedimentation rate in the Middle Sinap deposits.

S. Sen, *Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, CNRS, Université P. et M. Curie, 4, pl. Jussieu, 75252 Paris cedex 05.*

Introduction

A une soixantaine de kilomètres au nord-ouest d'Ankara, au sud-est d'un complexe volcanique très étendu, affleurent des dépôts sédimentaires fluvio-lacustres sur une bande de plusieurs dizaines de kilomètres (fig. 1). Ils sont particulièrement riches en vertébrés néogènes. Sur une distance de 20 km de l'est vers l'ouest, il est possible de dénombrer plus de quinze localités fossilifères déjà explorées, situées dans les alentours des villages de Yassiören, Sogucak, Sarilar, Calta et Evci. La renommée de cette région est aussi due à la présence d'un primate Hominoïde, *Ankarapithecus meteai* Ozansoy, 1965, dont les restes ont été récoltés dans deux gisements de la série de Sinap moyen.

Il convient de souligner tout de suite que toutes les espèces décrites par Ozansoy (1965) ne proviennent pas des gisements de Sinap Tepe, mais certaines des gisements situés à une dizaine (voire plus) de kilomètres à l'ouest de ce secteur. La corrélation stratigraphique des dépôts sédimentaires entre ces deux secteurs étant pour le moment hasardeuse, il faut restreindre l'usage du terme de « faunes de Sinap Tepe » à celles récoltées sur les flancs de cette colline et sur des buttes avoisinantes.

La découverte des premiers restes de vertébrés dans cette région remonte aux années 50 (Ozansoy, 1955). Depuis lors, à maintes reprises, des équipes de l'Institut d'Études et de Recherches Minières de Turquie (MTA) y ont effectué des recherches géologiques et des fouilles paléontologiques. Une dizaine de ces gisements se sont avérés exceptionnellement riches. L'essentiel du matériel récolté avant 1960 a fait l'objet des publications successives d'Ozansoy (1955 à 1965). A partir de 1967, plusieurs campagnes de fouilles ont été organisées par le MTA afin de récolter un matériel d'exposition pour son Musée d'Histoire naturelle. De nombreux gisements de Sinap Tepe et de ses environs ont livré des faunes très riches et bien préservées. De ces découvertes, seuls quelques spécimens ont été publiés, l'essentiel restant à présent inédit.

Malgré l'effort de terrain fourni lors des vingt dernières années par les chercheurs du MTA dans cette région, le nombre de publications concernant la lithostratigraphie, la faune et la biostratigraphie de ces dépôts est pour l'instant très limité. Aucune carte géologique détaillée de ce secteur n'a été publiée. Dans les archives du MTA à Ankara, il existe deux rapports inédits (Erol, 1955 ; Öngür, 1976) sur la géologie du nord-ouest de la province d'Ankara. La carte à 1/100 000 publiée par F. Ozansoy (1965, fig. 2) n'est pas assez détaillée pour apprécier l'étendue de diverses formations et pour distinguer leurs limites. La carte géologique figurée ici est la plus récente et la plus détaillée qui existe ; elle a été levée par Öngür (1976) pour des

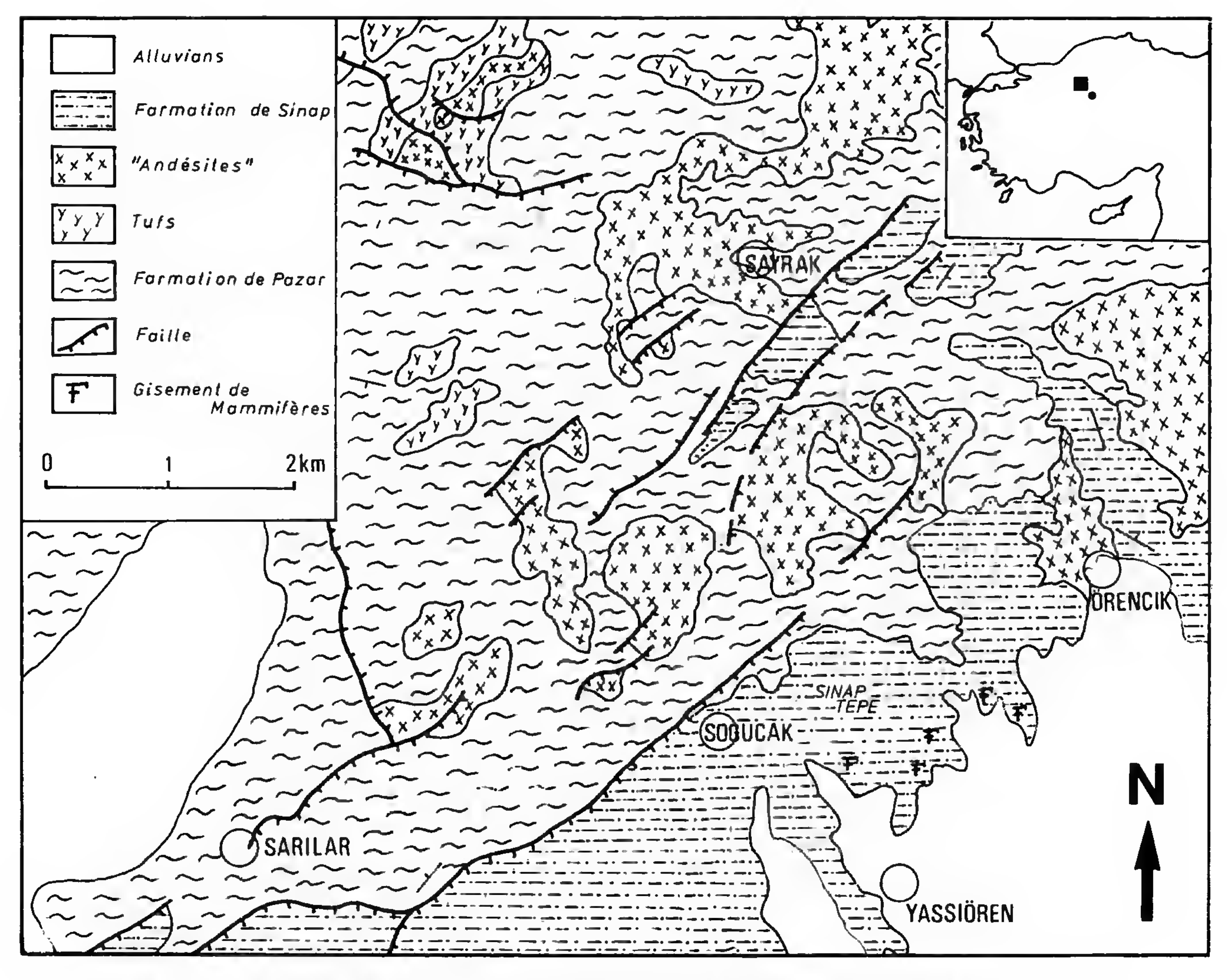


FIG. 1. — Carte géologique des environs de Sinap Tepe, au nord-ouest d'Ankara (d'après ÖNGÜR, 1976, modifiée).

recherches géothermiques dans la région. Dans ces deux rapports inédits, les séries sédimentaires sont décrites brièvement comme des dépôts fluvio-lacustres, mais leurs rapports géométriques ne sont pas précisés.

Quant aux études paléontologiques, la systématique de la plupart des espèces de mammifères, décrites ou simplement signalées, est à revoir à la lumière des conceptions nouvelles. De même, des âges totalement contradictoires ont été attribués à différentes faunes récoltées dans cette région et par conséquent aux couches qui les renferment. L'un des buts de cette note est de reconsidérer la biochronologie de ces dépôts en tenant compte des révisions systématiques de diverses espèces de mammifères et de tenter leur corrélation avec la chronologie mammalienne du Néogène européen.

Dans le cadre de cette étude, la région qui nous concerne se situe entre les villages de Yassiören, Sogucak, Sayrak et Orencik. La colline de Sinap (Sinap Tepe) et les buttes avoisinantes constituent les principaux reliefs entre ces villages.

I. STRATIGRAPHIE ET FAUNES

A — Stratigraphie

Öngür (1976) distingue deux formations sédimentaires dans la région : Formation de Pazar à la base et Formation de Sinap au-dessus, les deux étant séparées soit par une discordance soit par l'intercalation d'une coulée volcanique. En tenant compte des observations des auteurs cités ci-dessus et de mes propres observations, la stratigraphie de ce secteur peut être présentée comme suit :

1. **Formation de Pazar**

Au nord de Sinap Tepe, sur le flanc sud d'un anticlinal dont l'axe est NW-SE, on peut observer la succession suivante :

— calcaire massif non lité ; l'épaisseur visible est de 3 m environ ;
— marnes jaunâtres ou verdâtres avec des éléments volcanoclastiques, comportant quelques bancs sableux ; environ 10 m ;
— sables marneux gris, parfois avec des stratifications entrecroisées ; environ 10 à 15 m ;
— marnes litées, de couleur ocre claire ou crème foncée, parfois sableuses ; environ 10 m ;
— marnes ocres non litées ; environ 3 m, soit une épaisseur de 40 m environ pour la Formation de Pazar dans le secteur de Sinap Tepe.

De nombreuses failles à petit rejet (souvent moins de deux mètres) affectent ces niveaux, ainsi que la coulée andésitique située au-dessus. Cette formation n'a livré jusqu'à présent aucun reste de fossile dans cette région. Cependant à 6 km au sud-ouest de ce secteur, au lieudit In-önü, un gisement situé dans la Formation de Pazar (*sensu* Öngür, 1976) a livré une riche faune à *Anchitherium* attribuée à l'Astaracien inférieur (Gürbüz, 1981). Toutefois, vu les lacunes dans la connaissance de la stratigraphie de la région, aucune corrélation sûre ne peut être établie.

2. Coulée andésitique

D'après les observations stratigraphiques et tectoniques, cette coulée recouvre la Formation de Pazar sans discontinuité apparente. Son épaisseur varie de 5 à 15 m. Cette coulée est l'une des plus méridionales du complexe volcanique situé au nord-ouest du Sinap Tepe. D'après ÖNGÜR (1977), l'activité volcanique dans cette région comporte deux phases : l'une antérieure au Miocène moyen et avec des laves ferromagnésiennes, l'autre du Miocène moyen et caractérisée surtout dans le sud du secteur par des laves plus riches en fer. A ma connaissance, aucune datation radiométrique n'a été publiée sur le volcanisme de cette région.

3. Formation de Sinap

Elle est constituée essentiellement de dépôts à caractère fluviatile et marécageux. OZANSOY (1957 : 17) regroupe l'ensemble de ces dépôts sous le nom de Formation de Sinap qu'il subdivise en trois séries : Sinap inférieur, moyen et supérieur.

La série de Sinap inférieur repose en discordance angulaire soit sur les andésites soit sur les marnes de la Formation de Pazar. Son épaisseur peut être estimée, selon les affleurements, entre 30 et 60 m. Une couleur rosâtre uniforme caractérise Sinap inférieur. Il s'agit de marnes et de marnes sableuses peu indurées, comportant des lentilles sableuses ou caillouteuses qui s'étendent parfois sur des dizaines de mètres. D'après OZANSOY (1955, 1957, 1961, 1965 et 1966), l'une des couches de cette série a livré une faune de vertébrés peu riche et sans *Hipparion* durant les fouilles de 1951-1956. L'emplacement précis de ce gisement n'a pu être retrouvé ultérieurement.

La série de Sinap moyen (fig. 6) est constituée de marnes plus ou moins sableuses et peu indurées ; elle se caractérise par sa couleur très foncée. On observe de nombreuses lentilles conglomératiques. Il n'y a apparemment pas de lacune sédimentaire entre les séries de Sinap inférieur et moyen. Lors de mes recherches dans la région, j'ai examiné cette limite sur plusieurs centaines de mètres ; je n'ai observé ni paléosol, ni surface d'érosion, ni différence angulaire dans leur stratification. Elle est exceptionnellement riche en mammifères fossiles ; quatre localités ont jusqu'à présent été exploitées intensivement par le MTA. L'un de ces gisements, la Localité I d'OZANSOY, se trouve sur la section échantillonnée pour la magnétostratigraphie. Dans cette même localité, j'ai récolté également, en 1972, des restes de petits mammifères décrits ci-dessous. A la verticale de cette localité, l'épaisseur de la série est de 55 m.

La série de Sinap supérieur (fig. 6) repose sur une surface de ravinement. Elle débute avec un conglomérat (4 à 6 m) à éléments décimétriques. Les couches supérieures sont constituées de sables à ciment calcaire, de marnes sableuses ou caillouteuses. L'épaisseur maximum de cette série est d'environ 15 m. Sur la butte de Gavur Tepe, un niveau sableux a livré la faune dite « villafranchienne » d'OZANSOY (1955, 1957 et 1965). En 1972, une équipe franco-turque y a effectué une nouvelle fouille. Étant donné que cette série est en discordance sur Sinap moyen et que son âge est très récent par rapport à ce dernier (Pléistocène), il convient de ne pas l'inclure dans la Formation de Sinap.

B — Biostratigraphie et faunes de mammifères

En 1955, Ozansoy expose, pour la première fois, les résultats des recherches stratigraphiques et des fouilles dans les « Monts Sinap ». Il distingue trois séries : Sinap inférieur, Sinap supérieur et Villafranchien des Monts Sinap. Il observe une continuité sédimentaire entre les deux premières séries, mais « une surface d'érosion » entre les deux dernières. Pour la faune de chaque série, il donne une liste préliminaire.

En 1957, Ozansoy nomme différemment cette succession : du bas vers le haut Sinap inférieur, moyen et supérieur, le dernier étant « le Villafranchien des Monts Sinap » de 1955. Il n'est plus question alors d'une surface d'érosion, mais d'une « continuité sédimentaire ». Dans ce travail, Ozansoy donne une liste de vingt-huit espèces de mammifères, dont vingt nouvelles, pour Sinap moyen et de six autres dont trois nouvelles pour Sinap supérieur. Aucune de ces espèces n'est alors décrite, mais trois sont illustrées par des photographies.

En 1961, Ozansoy réitère son point de vue sur la continuité sédimentaire de ces séries et indique que Sinap inférieur a livré une faune sans *Hipparion*, Sinap moyen une faune à *Hipparion*, et Sinap supérieur une faune à *Equus stenonis*. Dans un autre article (Ozansoy, 1961*b*), il décrit une nouvelle espèce d'hyène, *Hyaena senyureki*, relativement abondante dans Sinap moyen.

Les autres nouvelles espèces ont été décrites en 1965 : une nouvelle espèce d'hyène de Sinap inférieur, dix-neuf espèces de mammifères de Sinap moyen et une autre espèce d'hyène de Sinap supérieur. Le point de vue sur la continuité stratigraphique de ces séries est maintenu. L'essentiel du matériel illustré dans ce mémoire est conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum à Paris.

Le matériel de Sinap moyen décrit par Ozansoy proviendrait de trois niveaux différents, dont le niveau supérieur (couche 20 *in* Ozansoy, 1965 : 15) épais de quatre mètres ; les deux autres (couches 23 et 25) seraient séparés par une mince couche d' « argiles » de 15 cm. Or, dans cette série, les gisements de mammifères se manifestent sous forme de poches qui s'étalent horizontalement sur quelques mètres, mais leur épaisseur ne dépasse guère un mètre. Par ailleurs, lors de la reprise des fouilles en 1967, Ozansoy a indiqué comme gisement le plus riche (couche 23) la Localité 1 qui est située dans la moitié supérieure de la série.

Dans toutes les publications citées ci-dessus, ainsi que dans d'autres (1962, 1966), Ozansoy a attribué les âges suivants à chacune de ces séries :

— Sinap inférieur : « Pliocène moyen » ou « Plaisantien » ;
— Sinap moyen : « Pliocène supérieur » ou « Astien » ou « niveau du Roussillon » ;
— Sinap supérieur : « Villafranchien » ou « Pléistocène ».

Ces âges ont été très vite contestés. Pour Crusafont (1961 : 1037), l'âge de la faune de Sinap moyen est « au plus Pikermien, c'est-à-dire Pontien supérieur ». Pour Simons et Pilbeam (1965), *Ankarapithecus meteai* (Sinap moyen) n'est qu'une forme locale de *Sivapithecus indicus*, connu des formations de Chinji et de Nagri des Sivaliks. A l'occasion de la description d'un palais découvert en 1967, Andrews et Tekkaya (1980) ont distingué le primate de Sinap moyen comme *Sivapithecus meteai* (Ozansoy) ; d'après ces deux auteurs, *S. meteai* présente des caractères dérivés par rapport à *S. indicus* (Astaracien supérieur-Vallésien) mais moins nombreux que chez *Ouranopithecus macedoniensis* du Vallésien supérieur de Macédoine.

Nikolov et Thenius (1967 : 336) considèrent *Schizochoerus arambourgi* (Sinap moyen) comme un individu juvénile de *S. vallesensis* du Vallésien d'Espagne. Pour ces mêmes auteurs (p. 337) *Megantereon* de Sinap moyen doit être rapporté à *Sansanosmilus*, connu en Europe occidentale dans les gisements du Miocène moyen et du début du Miocène supérieur. Selon Schultz *et al.* (1970), cette même forme est comparable à *Barburofelis* du Clarendonien et de l'Hemphillien d'Amérique du Nord.

A la suite d'une étude préliminaire des faunes de mammifères provenant de 82 localités de Turquie, Sickenberg *et al.* (1975) ont distingué douze « Faunengruppe ». Dans cette chronologie, ils placent les faunes de Sinap moyen dans le « Kayadibi Faunengruppe », c'est-à-dire l'équivalent du Vallésien moyen. Dans ce même travail il existe aussi une liste critique des espèces de mammifères décrites jusqu'alors de Sinap moyen.

Pour Schmidt-Kittler (1976) la hyène de Esme-Akcaköy (prov. d'Usak) est la même que celle de Sinap moyen, *Percrocuta (Dinocrocuta) senyureki*. De même, d'après Staesche et Sondaar (1979 : 65), ces deux gisements renferment le même *Hipparion*, *H. ankyranum* Ozansoy, 1965, dont la localité-type est Sinap Tepe. Or, une décennie plus tôt, Forsten (1968 : 62) voyait dans *Hipparion ankyranum* de Sinap moyen « a local deme of *H. crassum* », espèce connue durant le Ruscinien d'Europe.

La révision des Hyaenidae mio-pliocènes par Howell et Petter (1980, 1985) leur a permis de revoir la position systématique et phylogénétique des espèces de Sinap Tepe, décrites par Ozansoy (1961*b* et 1965). Les noms qui figurent dans les listes fauniques ci-dessous sont empruntés à ces auteurs. La hyène de Sinap inférieur serait, d'après Howell et Petter (1985 : 452), l'espèce la plus primitive du genre *Allohyaena*, justifiant ainsi l'âge anté-*Hipparion* de cette faune (MN 7 ou plutôt MN 8) ; l'hyène de Sinap moyen possède, d'après ces auteurs, quelques caractères apomorphes par rapport à celle d'Esme-Akçaköy, compatible avec l'hypothèse d'un âge légèrement plus récent de Sinap moyen par rapport à ce dernier gisement (Sen, 1982).

Selon Gaziry (1976 : 79), les dents de lait décrites par Ozansoy (1965) sous le nom de *Choerolophodon anatolicus* n. sp. ont des dimensions qui entrent dans la variation intraspécifique de *C. pentelici* ; pour cet auteur, il n'y a pas matière à créer une nouvelle espèce pour ce mastodonte de Sinap moyen. Par ailleurs, il met en synonymie les genres *Choerolophodon* et *Synconolophus* — Ozansoy (1957, 1965) a signalé trois espèces de ce dernier dans les gisements de Sinap moyen —, ce qui laisse entendre que tous les mastodontes trouvés dans cette série pourraient appartenir à une seule et même espèce, *C. pentelici*.

Les Bovidae de Sinap moyen ont fait l'objet d'une thèse de doctorat soutenue par I. Tekkaya en 1970. Je n'ai pas eu l'occasion de consulter cet ouvrage inédit. Cependant, il a publié quatre notes sur les Bovidae de cette série (Tekkaya, 1970, 1973, 1974 et 1975). La première signale la présence de *Gazella deperdita*, la deuxième décrit une autre espèce de Gazelle, *G. ancyrensis* n. sp. ; la note de 1974 donne une liste de quinze espèces de Bovidae, dont un nouveau genre et quatre nouvelles espèces, sans description ni figure ; enfin la dernière concerne le genre *Palaeoreas* de Sinap moyen. En comparant ces Bovidae avec ceux d'Asie et d'Europe, Tekkaya (1974 : 182) conclut à un âge « Pannonien (Pontien) s.l. » pour cette série. A l'exception de *G. ancyrensis*, tous les nouveaux taxons désignés par Tekkaya, ainsi que quelques autres par Ozansoy ne sont pas conformes aux règles du Code de Nomenclature zoologique ; bien que cités dans les listes ci-dessous, les noms de ces genres et/ou espèces ne sont pas valables (*nomen nudum*).

La liste faunique de la série de Sinap moyen est enrichie par des petits mammifères décrits dans cette note.

Au terme de cette analyse et compte tenu des remarques de divers auteurs et de mes observations, les listes suivantes peuvent être établies pour le contenu faunique de chacune des séries de Sinap :

1. Sinap inférieur

Dryopithéciné indét. (une P4, OZANSOY, 1965 : 16 ; 1966 : 72 ; fig. 9)
Allohyaena (*Allohyaena*) *minor* (Ozansoy, 1965)
Antilopes indét. I et II
Listriodon piveteaui n. sp. (OZANSOY, 1965 : 16, *nomen nudum*)
Tortues

2. Sinap moyen

PRIMATES

Sivapithecus metaei (Ozansoy, 1965)

CARNIVORES

Eomellivora piveteaui Ozansoy, 1965
Mustelidé g. et sp. indét.
Allohyaena (*Dinocrocuta*) *senyureki* (Ozansoy, 1961)
Protictitherium crassum (Depéret, 1892)
Ictitherium (*Ictitherium*) *intuberculatum* Ozansoy, 1965
Megantereon piveteaui Ozansoy, 1965 (*Sansanosmilus* sp. *in* NIKOLOV et THENIUS, 1967)
« *Felis* » *pamiri* Ozansoy, 1965

TUBULIDENTÉS

Orycteropus pottieri Ozansoy, 1965

PROBOSCIDIENS

Choerolophodon pentelici (Gaudry & Lartet, 1856)

PERISSODACTYLES

Hipparion ankyranum Ozansoy, 1965
Diceros neumayri (Osborn, 1900)
Chilotherium sp.

ARTIODACTYLES (fam. Bovidae d'après TEKKAYA, 1974)

Dicoryphochoerus meteai Ozansoy, 1965
Schizochoerus vallesensis Crusafont & Lavocat, 1954
Palaeotragus hoffstetteri Ozansoy, 1965
Samotherium pamiri Ozansoy, 1965
Palaeoreas brachyceras Ozansoy, 1965
P. elegans Ozansoy, 1965
Protoryx carolinae Major, 1891
P. longipes Pilgrim & Hopwood, 1928
P. capricornis Tekkaya, 1974 (*nomen nudum*)
Pseudotragus parallelcornis Tekkaya, 1974 (*nomen nudum*)
Tragoreas sinapensis Tekkaya, 1974 (*nomen nudum*)
Helicotragus incarinatus Ozansoy, 1965
Sinapocerus ozansoyi Tekkaya, 1974 (*nomen nudum*)

Gazella deperdita Gervais, 1859
G. ancyrensis Tekkaya, 1973
G. cf. *ancyrensis* Tekkaya, 1973
G. gaudryi Schlosser, 1904
Capra bohlini Ozansoy, 1965
Qurliqnoria senyureki n. sp. (Ozansoy, 1957, 1965, *nomen nudum*)

Insectivores

Schizogalerix sinapensis n. sp.

Lagomorphes

Cf. *Ochotona* sp.

Rongeurs

Byzantinia dardanellensis Ünay, 1980
Cricetulodon hartenbergeri (Freudenthal, 1967)
Myominus dehmi (de Bruijn, 1966)
Atlantoxerus sp.

3. Sinap supérieur

Equus stenonis Cocchi, 1838
Canidé indét.
Pachycrocuta perrieri (Croizet & Jobert, 1828)
Cf. *Spirocerus* sp.
? *Gazella* sp.
Camélidé indét.
Mimomys sp.

De cette analyse et des listes fauniques ci-dessus, nous pouvons tirer quelques conclusions. Tout d'abord, il est évident que la série de Sinap moyen est de loin la plus riche en mammifères fossiles. La liste faunique de Sinap moyen semble indiquer un spectre relativement complet ; en revanche, les maigres découvertes dans les autres séries de Sinap traduisent manifestement l'insuffisance des récoltes et par conséquent des lacunes dans la connaissance de leurs faunes.

De même, l'âge de ces séries doit être actualisé en tenant compte des progrès récents en matière de biochronologie continentale. La présence d'un *Listriodon* et d'un *Allohyaena* de petite taille, ainsi que l'absence de *Hipparion* suggèrent un âge anté-vallésien pour la faune de Sinap inférieur. La position stratigraphique de ce gisement au sein de la Formation de Sinap n'est pas bien connue ; cependant, l'absence de discontinuité entre les séries de Sinap inférieur et moyen et la fréquence de ces genres autour de la limite Astaracien-Vallésien incitent à attribuer cette faune dans la zone MN 7 ou MN 8 de Mein (1975).

Comme nous l'avons constaté ci-dessus, l'âge de la série de Sinap moyen a été assez souvent discuté. De nombreux éléments de la faune rappellent des espèces attribuées au Vallésien inférieur. De même, l'étude des micromammifères provenant de la Localité I (voir ci-dessous) renforce cette attribution. Comme il a été proposé auparavant (Sen, 1982), il paraît raisonnable de corréler cette faune avec le Vallésien inférieur tardif, c'est-à-dire la fin de la zone MN 9.

Quant à la petite faune de Sinap supérieur, la présence d'*Equus stenonis* et de *Pachycrocuta perrieri* comparable à celui des Étouaires (Howell & Petter, 1980 : 599) permet de placer cette faune au Pléistocène inférieur.

II. MICROMAMMIFÈRES DE SINAP TEPE LOCALITÉ I

Une petite faune de micromammifères a été récoltée en 1972, dans la Localité I de Sinap Tepe, située au flanc sud-est de cette colline (fig. 1). Ce gisement, qui a également livré des restes de grands mammifères, est à mi-hauteur de la série de Sinap moyen. La coupe échantillonnée pour la magnétostratigraphie a été levée à l'aplomb de cette localité (fig. 6). Le matériel provient du lavage-tamisage d'un peu plus d'une centaine de kilos de sédiment. Il est conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum à Paris.

Jusqu'à présent, aucune faune de micromammifères n'était connue à Sinap Tepe et dans ses environs immédiats. Le gisement le plus proche, à une vingtaine de kilomètres à l'ouest, est celui de Calta, attribué au Ruscinien supérieur (Sen, 1977). La faunule de la Localité I de Sinap Tepe comporte une espèce d'insectivores, un lagomorphe et quatre rongeurs.

Ordre : LIPOTYPHLA Haeckel, 1866

Famille : Erinaceidae Bonaparte, 1838

Sous-fam. : Echinosoricinae Cabrera, 1925

SCHIZOGALERIX Engesser, 1980

Espèce-type : *Schizogalerix anatolica* Engesser, 1980.

Schizogalerix sinapensis n. sp.
(Fig. 2a ; pl. I, 1 et 2)

Holotype : Maxillaire gauche avec P^2-M^2.

Paratype : une P^3 gauche (1,96 × 1,84).

Localité-type : Sinap Tepe, Localité I, Ankara, Turquie.

Mensurations de l'holotype : P^2 1,16 × 0,82 ; P^3 2,00 × 1,96 ; P^4 2,30 × 2,42 ; M^1 2,50 × 3,24 et M^2 2,09 × 3,08.

Diagnose : *Shizogalerix* de grande taille. Sur les molaires supérieures, tubercules avec des angles internes saillants, muraille externe très ondulée, crêtes entourant le paracône et le métacône en forme de V étroit dû au rapprochement des styles, cingulum postérieur épais. Ectolophes interrompus sur la M^1 et M^2 entre les mésostyles. P^4 avec un faible sillon sur le flanc lingual du paracône.

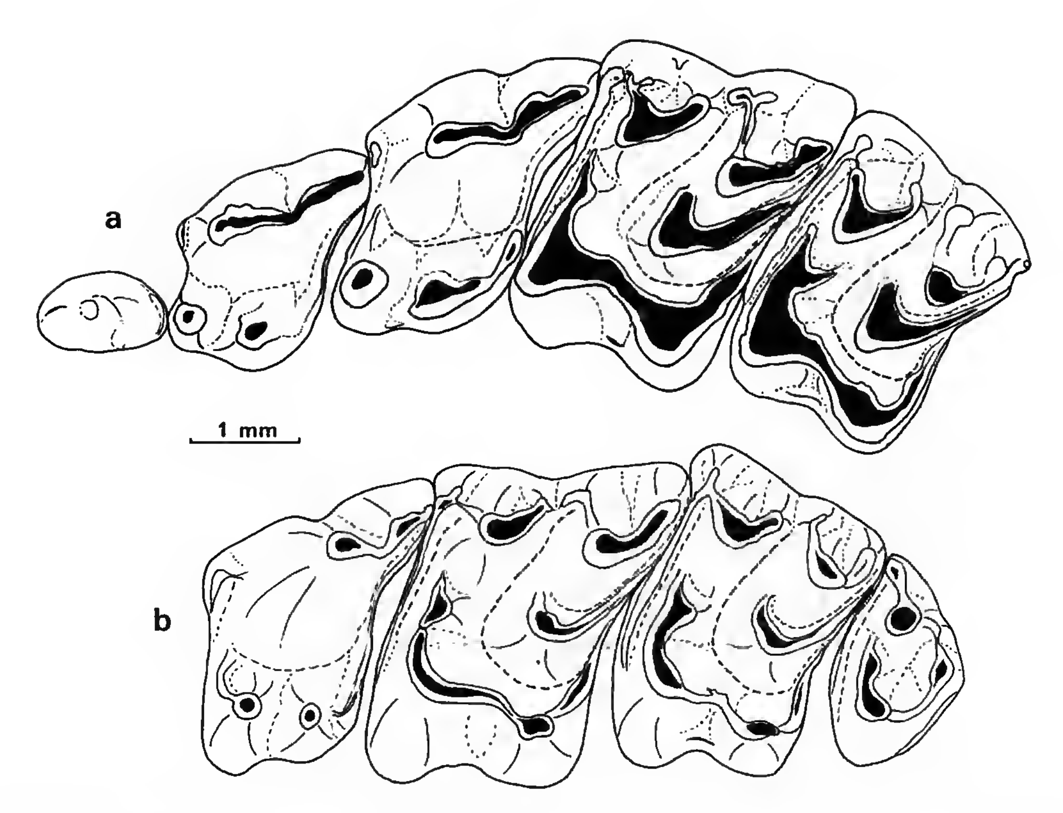


FIG. 2. — a, P^2-M^2 gauches de *Schizogalerix sinapensis* n. sp. de Sinap Tepe ; b, P^4-M^3 droites (inversées) de *S. anatolica* Engesser d'Eskihisar, ESK-61 (ME 22).

DESCRIPTION

Sur le fragment de maxillaire, les dents sont un peu usées. Elles sont rangées en arc. Les mesures ont été prises selon la méthode d'ENGESSER (1980, fig. 8 et 9).

La P^2 a une forme ellipsoïde. A part le tubercule principal, on observe un mince bourrelet sur le bord distal. Deux racines.

Sur la P^3, le métacône en forme de crête est projeté distalement, accentuant sa dissymétrie. Le parastyle n'est qu'un faible bourrelet isolé en contrebas du paracône. L'hypocône, plus volumineux que le protocône mais plus bas, est évasé labio-distalement. Trois racines.

La P^4 a un schéma à peu près similaire à celui de la P^3. Les rares différences sont le parastyle plus volumineux, le sillon de la muraille externe plus profond et l'hypocône plus étiré vers l'arrière. Un sillon entaille légèrement le flanc interne du paracône. Trois racines.

La M^1 est la dent la plus grande de la rangée. Ses cinq tubercules principaux ont des angles internes plus ou moins étroits. La muraille externe est très ondulée. Le parastyle est séparé de la corne antéro-externe du paracône par une vallée très étroite. De même, les mésostyles

antérieur et postérieur ne sont pas connectés. Les crêtes reliant le paracône et le métacône aux styles forment deux V étroits. Le bras postérieur du métaconule est épais et oblique. Il en est de même du bras postérieur de l'hypocône qui se prolonge en s'effilant jusqu'au-delà de la moitié du bord distal. Trois racines dont l'interne avec deux cavités distinctes.

La M^2 reproduit approximativement le même schéma occlusal que la M^1. Sa forme générale est plutôt rectangulaire. Sur cette dent, le protoconule a deux bras bien distincts qui embrassent à la base le paracône. Le parastyle est relié au bras antérieur du paracône par une crête courte, mince et basse. Les mésostyles antérieur et postérieur sont nettement séparés par une vallée profonde. La forme en V étroit des tubercules et d'autres caractères décrits pour la M^1 s'observent également sur cette dent. La disposition des racines est identique à celle de la M^1.

Rapports et différences

Lors d'une étude des insectivores néogènes de Turquie, Engesser (1980) a défini le nouveau genre *Schizogalerix* pour le différencier de *Galerix*, qui est bien connu dans le Néogène d'Europe occidentale. Trois nouvelles espèces de Turquie, trois autres d'Autriche, attribuées auparavant à *Galerix* et quelques formes indéterminées d'Afrique du Nord sont classées dans ce nouveau genre. En Turquie, *Schizogalerix* est connu dans quatre gisements de l'Aragonien (du MN 5 ou MN 6 au MN 8) et dans un gisement du Turolien supérieur (MN 13 ; voir Engesser, 1980, tabl 8). Du Vallésien et du début du Turolien, aucun reste de *Schizogalerix* n'avait été signalé jusqu'à présent. La forme de Sinap Tepe comble donc en partie cette lacune. En revanche, les espèces connues en Autriche, en Grèce et en Afrique du Nord proviennent soit du Vallésien supérieur soit du Turolien.

Schizogalerix de Sinap Tepe se caractérise d'abord par sa grande taille. Parmi les espèces décrites par Engesser (1980), seule *Schizogalerix* sp. d'Amama II (Turolien moyen d'Algérie) est plus grande que la forme de Sinap Tepe. Les dimensions des dents décrites ci-dessus sont proches de celles des plus grands individus de *S. anatolica* d'Eskihisar (fig. 2b ; Aragonien terminal de Turquie).

La présence d'un sillon sur le flanc interne du paracône de la P^4 n'est mentionnée par Engesser que chez *S. anatolica* et *S. moedlingensis* ; chez les autres espèces, ce tubercule est conique et massif. De même, l'étirement de l'hypocône observé sur cette dent n'est qu'ébauché chez *S. anatolica*, tandis que chez les autres ce tubercule demeure arrondi.

Parmi les caractères diagnostiques des molaires supérieures de Sinap Tepe, il faut noter les angles internes prononcés des tubercules principaux, la forme en V étroit des crêtes de l'ectolophe et l'absence de liaison entre les mésolophes. *S. pasalarensis* se caractérise par des ectolophes continus du parastyle au métastyle, avec une muraille externe presque plate. Chez *S. anatolica*, la muraille externe des molaires supérieures est déjà bien ondulée, mais les V formés par les liaisons des styles au paracône et au métacône sont encore très ouverts. De même, si chez certains individus de cette espèce il y a une coupure de l'ectolophe entre les mésostyles, chez d'autres une crête basse les relie. On retrouve ce même caractère chez *S. voezendorfensis* de Vözendorf (Vallésien supérieur d'Autriche) ; mais cette espèce est de petite taille et ses molaires supérieures sont pourvues, comme chez *S. pasalarensis*, d'un bourrelet labial discontinu. De même, hormis la taille qui est plus petite, *S. moedlingensis* d'Eichkogel

(Turolien inférieur d'Autriche) diffère de la forme de Sinap Tepe par la présence d'une large vallée séparant les mésostyles et par la forme en V ouvert des crêtes de l'ectolophe. Ces différences, et encore d'autres de moindre importance, conduisent à distinguer cette forme comme une nouvelle espèce de *Schizogalerix*.

Engesser (1980 : 73 et 82) a proposé une hypothèse de phylogénie entre les diverses espèces de *Schizogalerix*. La nouvelle forme de Sinap s'intègre parfaitement dans son schéma. L'une des trois lignées qu'il distingue évolue sur place en Turquie de l'Aragonien au Vallésien. Sur les molaires supérieures, la polarité des caractères est vers la disparition du bourrelet externe, vers l'ondulation de plus en plus marquée de la muraille externe couplée avec la formation des crêtes en forme de V et vers une coupure de plus en plus marquée des ectolophes entre les mésostyles. La nouvelle espèce de Sinap Tepe représente un stade évolutif plus avancé que celui de *S. anatolica* de Eskihisar, gisement attribué à l'Aragonien terminal.

Ordre : LAGOMORPHA Brandt, 1855

Famille : Ochotonidae Thomas, 1897

Cf. **Ochotona** sp.
(Fig. 3)

Matériel : 1 incisive sup., 1 P^2, 4 molaires sup., 1 D_4, fragments de molaires inf., 1 M_3.

Description et comparaison

La P^2 (1,87 × 3,03) est sillonnée par un mésoflexus modérément oblique. La P^4 (2,88 × 5,75) et la M^1 (2,94 × 5,58) sont divisées en deux lophes d'égale importance par l'hypoflexus qui n'atteint pas la muraille externe. La M^2 (3,3 × 5,0) a le même schéma occlusal, mais le lophe postérieur possède une corne postérieure. L'incisive supérieure porte un profond sillon longitudinal ; de ce fait, la surface d'usure est bilobée.

Toute la systématique des Lagomorphes néogènes repose sur la morphologie des prémolaires, en particulier la P_3. Au niveau familial, l'absence de plis dans l'hypoflexus des molaires supérieures et leur forme permettent d'attribuer ce matériel à un Ochotonidé. Le schéma simplifié de la P^2 et la corne postérieure de la M^3 sont des caractères observés dans les genres *Bellatona*, *Proochotona*, *Ochotonoides* et *Ochotona*. *Ochotonoides* n'est connu que dans les faunes plio-pléistocènes de Chine et de l'Europe orientale. Quant à *Proochotona*, il est utilisé par les auteurs soviétiques pour quelques Ochotonidae du Miocène terminal et du Pliocène, afin de les distinguer du genre actuel *Ochotona*. Il s'agit des formes très semblables à des espèces d'*Ochotona* par le dessin occlusal de la P_3. L'absence de dents caractéristiques dans le matériel de Sinap Tepe ne permet pas d'approfondir la comparaison au-delà de ce stade. De ce fait, il serait préférable de comparer provisoirement cette forme avec *Ochotona* qui est l'unique genre actuel de la famille.

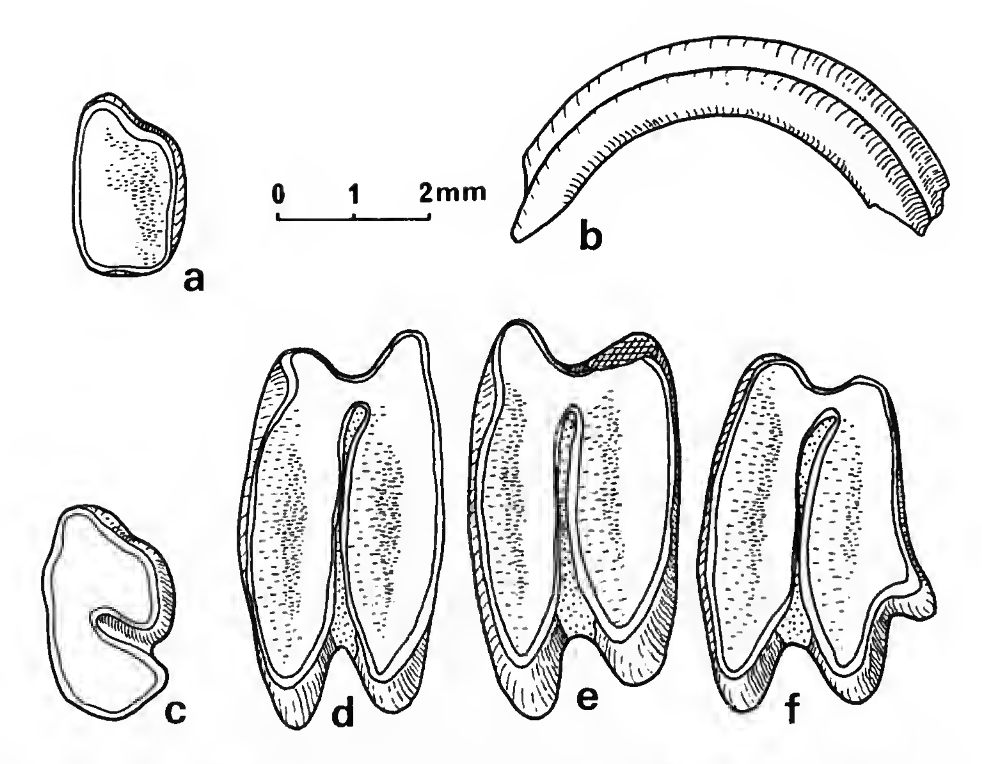


Fig. 3. — Cf. *Ochotona* sp. de Sinap Tepe : a, ? M_3 ; b, incisive supérieure gauche ; c, P^2 droite ; d, P^4 gauche ; e, M^1 gauche ; f, M^2 gauche.

Ordre : RODENTIA Bowdich, 1821

Famille : Cricetidae Rochebrune, 1883

Sous-fam. : Cricetodontinae Stehlin & Schaub, 1951

BYZANTINIA de Bruijn, 1976

Espèce-type : *B. pikermiensis* de Bruijn, 1976, Turolien, Pikermi (Chomateri), Grèce.

De Bruijn (1976) a réuni dans ce genre les Cricetodontini de taille moyenne à grande du Miocène supérieur de Grèce. Plus tard, plusieurs gisements de Turquie ont livré des formes attribuées à ce genre (Tobien, 1978 ; Sen & Ünay, 1979 ; Ünay, 1980). Les espèces de *Byzantinia* se distinguent des Cricetodontini d'Europe occidentale (*Cricetodon*, *Hispanomys* et *Ruscinomys*) par les caractères suivants : surface occlusale concave des molaires, développement des ectolophes sur les molaires supérieures, présence d'un cingulum (= spur) issu de l'antérolophe de la M^1, lophe postérieur de la M^2 plus étroit que lophe antérieur, M^3

relativement longue. A part l'espèce-type qui provient d'un niveau légèrement au-dessus du site classique de Pikermi, sept autres espèces ont été rapportées à *Byzantinia*. Leurs âges s'étalent de l'Astaracien terminal au Turolien.

Byzantinia dardanellensis Ünay, 1980
(Fig. 4b ; pl. II)

LOCALITÉ-TYPE : Bayraktepe II, Çanakkale, Turquie.

MATÉRIEL : Une série de M^1-M^3 droite, une autre de M^1-M^2, 2 M^1, 1 M^3, 4 M_1, 3 M_2, 1 M_3 isolées.

DESCRIPTION

Sur les M^1 fraîches l'ectolophe est interrompu entre l'antérocône et le paracône ; il devient continu lorsque l'usure est avancée. L'antérocône est divisé en deux tubercules d'égal volume, mais le sillon s'arrête à mi-hauteur de la couronne. Le sinus antéro-interne est obturé par une cuspide, sans qu'il y ait formation de « spur ». Sur les M^1 peu usées, le bras postérieur du protocône possède un crochet dirigé vers le paracône, vestige de l'entonnoir présent chez les Cricetodontini primitifs de cette région. De la M^1 à la M^3, l'obliquité du sinus interne s'accentue. La moitié postérieure de la M^2, plus encore celle de la M^3, sont réduites et effilées vers l'arrière. Le rapport longueur M^1 sur longueur M^3 est de 1,91 sur une série complète (pl. I, 1). Les molaires supérieures ont chacune quatre racines.

L'une des quatre M_1 trouvées dans ce gisement est plus grande que les autres ; de plus, avec son mésolophide court, son métaconide relié à l'antérolophulide, sa racine postérieure à deux cavités, elle représente un morphotype différent des autres M_1, et apparemment plus évolué. Sur les trois autres M_1, le mésolophide atteint le flanc postérieur du métaconide, le métaconide est relié à l'antéroconide et les deux racines sont simples. La M_2 est aussi longue mais nettement plus large que la M_1. La forme du mésolophide est variable comme sur la M_1. La M_3 reproduit le schéma de la M_2, mais elle est plus courte et surtout rétrécie. Ces molaires ont deux racines.

TABLEAU I. — Dimensions des molaires de *Byzantinia dardanellensis* de Sinap Tepe, Localité I.

		LONGUEUR			LARGEUR		
	N	min.	moy.	max.	min.	moy.	max.
M^1	3/4	3,46	3,55	3,62	1,92	2,01	2,11
M^2	2	2,50	2,53	2,57	1,93	1,96	1,98
M^3	2/3	1,82	1,86	2,00	1,48	1,57	1,63
M_1	3	2,35	2,48	2,72	1,45	1,54	1,70
M_2	1/2	—	2,59	—	1,80	1,83	1,87
M_3	1	—	(2,39)	—	—	1,88	—

COMPARAISONS ET REMARQUES

Dans la région égéenne, les Cricetodontini sont connus à présent par deux genres : *Turkomys* Tobien, 1978, et *Byzantinia* de Bruijn, 1976. Le statut taxonomique de *Cricetodon caucasicus* Argyropulo, 1938, de Byelometchetskaia en Géorgie et de *Cricetodon* sp. de Chios (TOBIEN, 1968), matériel inédit, reste à redéfinir. Par ailleurs, *Ruscinomys orientalis* Lungu, 1981, du Sarmatien de Moldavie doit être rapporté au genre *Byzantinia*.

Les premiers Cricetodontini de la région égéenne proviennent du gisement de Pasalar en Turquie (TOBIEN, 1978 ; ÜNAY, 1990) ; corrélé avec le début du MN 6. Dans deux notes successives (SEN & ÜNAY, 1978 et 1979), la phylogénie et les caractères évolutifs de ce groupe ont été discutés. Les espèces primitives, classées dans le genre *Turkomys*, possèdent en commun un entonnoir central sur les M^1 et M^2 et un métalophulide postérieur sur les M_1. Sans détailler la comparaison, l'absence de ces traits sur les molaires de Sinap Tepe nous interdit de les attribuer à *Turkomys*.

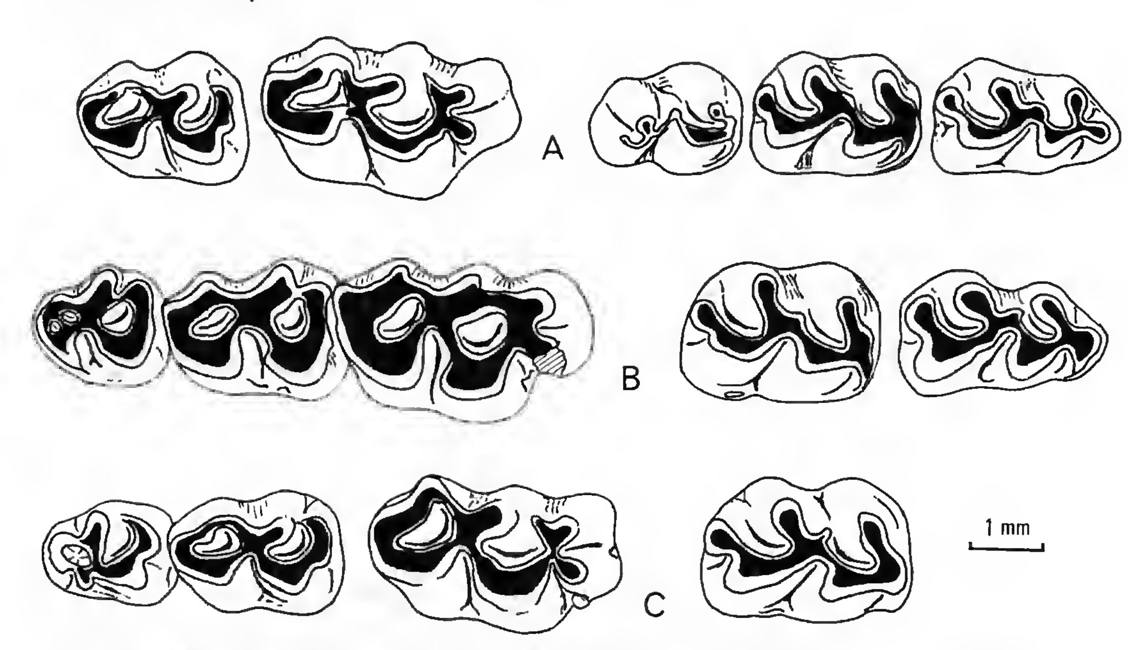


FIG. 4. — Molaires supérieures et inférieures droites de *Byzantinia dardanellensis* : A, Bayraktepe II (localité-type) ; B, Sinap Tepe ; C, Küçük Çekmece.

Parmi les espèces de *Byzantinia*, seules *B. eskihisarensis* et *B. ozansoyi* (Astaracien terminal de Turquie) ont conservé l'entonnoir central sur la M^1. Chez *B. nikosi* (Vallésien) ce caractère se trouve occasionnellement (ÜNAY, 1980 : pl. 2, fig. 8). Chez les autres, cette structure disparaît ; mais dans la plupart des espèces vallésiennes, il existe une sorte de crochet issu de la crête centrale (*B. bayraktepensis*, *B. dardanellensis*, *B. orientalis*). Enfin, chez des espèces turoliennes, connues pour le moment dans des gisements grecs (DE BRUIJN, 1976), on n'observe aucune trace de cette structure.

H. DE BRUIJN (1976 : 364) note que l'un des caractères diagnostiques de ce genre est « a

prominent lingual spur of the anterolophule of M^1 ». D'après les nouvelles découvertes, il apparaît qu'aussi bien chez *Turkomys* que chez *Byzantinia*, ce « spur » n'est pas toujours présent. Selon ÜNAY (1980), chez *B. bayraktepensis*, *B. ozansoyi* et *B. dardanellensis* de Bayraktepe I et II, il n'y a pas de « lingual spur », mais une cuspide dans le sinus antéro-interne. Les M^1 de Sinap Tepe présentent le même caractère, mais l'une des quatre M^1 possède un diverticule issu du tubercule interne de l'antérocône.

La question de savoir s'il existe une ou deux espèces de *Byzantinia* à Sinap Tepe ne peut être abordée, vu le faible nombre de spécimens livrés par ce gisement. La variation intraspécifique de diverses espèces de *Byzantinia* n'est pas suffisamment connue pour nous aider à résoudre ce problème. L'une des M_1 de Sinap Tepe ressemble, par sa taille et sa morphologie, à celles de *B. dardanellensis* (fig. 4a) ; par contre les trois autres, plus petites et pourvues de métalophulide antérieur relié à l'antéroconide, sont davantage comparables à celles de *B. bayraktepensis*. Cependant, la morphologie et la taille de toutes les molaires supérieures sont très proches, sinon identiques, de celles de *B. dardanellensis* de Bayraktepe II. Il convient donc de les attribuer à cette espèce.

Cette même espèce a été également trouvée à Küçük Çekmece, près d'Istanbul, d'où NICOLAS (1978) l'avait signalée sous le nom de *Cricetodon decedens* Schaub. Les dimensions et la morphologie de ces molaires ne présentent aucune différence notable par rapport à celles de *B. dardanellensis* de Bayraktepe II (voir fig. 4c).

DISCUSSION

Certaines espèces du genre nord-africain *Zramys* montrent de nombreuses ressemblances morphologiques avec celles de *Byzantinia*. Le schéma général et les dimensions des molaires chez diverses espèces de ces genres sont assez proches. De plus, certaines structures qui caractérisent *Byzantinia* (tendance au développement des ectolophes et à l'hypsodontie, présence d'un « spur » ou d'une cuspide linguale reliée à l'antérocône de la M^1, forme et orientation des mésolophides des molaires inférieures, etc.) s'observent également chez certaines espèces de *Zramys*. Cependant, considérée une par une, chaque espèce de *Zramys* possède des particularités qui n'ont jamais été observées chez *Byzantinia*. A titre d'exemple citons deux cas : chez *Z. dubius* de l'Astaracien terminal de Pataniak 6 (JAEGER, 1977), les connexions entre le protocône et le paracône des M^1-M^2 et entre le protoconide et l'hypoconide de la M_2 sont imparfaites, tandis que chez tous les *Byzantinia* ces connexions sont fortement développées. L'autre exemple pourrait être l'espèce-type de ce genre, *Z. haichai* (JAEGER *et al.*, 1973), chez laquelle les 9/10 des M_1 ont un antéroconide à deux tubercules ; rappelons que chez tous les Cricetodontini de la région égéenne, l'antéroconide est simple.

L'origine de *Zramys* est inconnue. L'espèce la plus ancienne, *Z. dubius*, date de l'Astaracien terminal (JAEGER, 1977). En revanche, si les premières espèces de *Byzantinia* apparaissent à peu près au même moment dans les gisements turcs, elles sont probablement issues d'une souche qu'il faudra chercher parmi les espèces de *Turkomys* qui existent, toujours en Turquie, depuis la base de l'Astaracien, sinon l'Orléanien supérieur.

Avec *Zramys*, nous sommes apparemment en présence d'un groupe très dynamique durant le Miocène supérieur au Maghreb. De ce fait, il pourrait s'agir soit d'un genre regroupant des espèces très diversifiées — JAEGER (1977 : 109) a distingué deux lignées — soit d'un genre polyphylétique auquel des espèces d'origines différentes ont été attribuées.

Sous-fam. : CRICETINAE Murray, 1866

CRICETULODON Hartenberger, 1965

ESPÈCE-TYPE : *Cricetulodon sabadellensis* Hartenberger, 1965.

Cricetulodon hartenbergeri (Freudenthal, 1967)
(Fig. 5a et b ; pl. I, 3 et 4)

LOCALITÉ-TYPE : Pedregueras IIc, Espagne.

MATÉRIEL : M^1 gauche (1,88 × 1,32) et M_1 gauche (1,76 × 1,06).

DESCRIPTION ET COMPARAISON

La M^1 est d'une forme relativement massive. Bien que l'antérocône porte un sillon antérieur profond, ses deux tubercules ne sont individualisés qu'au sommet, mais étroitement soudés à la base ; le tubercule interne est relié au bras antérieur du protocône. Les bras antérieurs et postérieurs du protocône et du paracône encerclent une fossette de forme ovale. Le mésolophe est court et s'estompe dans le mésosinus. Le cingulum postérieur est relié à la base de l'hypocône. Cette dent possède une forte racine antérieure, une autre interne encore plus développée et une petite racine postéro-externe.

Sur la M_1, l'antéroconide, en forme de croissant, ne comporte pas de sillon antérieur ; il est relié au protoconide par une crête basse et légèrement labiale. Le mésolophide très développé atteint le mésostylide. Le métaconide est isolé. Deux racines.

La systématique des petits Cricetinae miocènes est une question qui n'a pas encore une réponse satisfaisante. H. DE BRUIJN (1976) a tenté d'isoler les particularités des espèces classées dans les genres de *Rotundomys*, *Kawalskia* et *Cricetulodon*. Les caractères morphologiques des molaires de Sinap Tepe s'accordent avec ceux de *Cricetulodon*, selon la définition de cet auteur.

Ce genre, fréquent dans les gisements vallésiens d'Europe sud-occidentale, n'était connu que par deux espèces : *C. sabadellensis* et *C. hartenbergeri*. AGUILAR (1981) a regroupé sous le nom de *C. occidentalis* n. sp. les petites formes attribuées auparavant à *Kowalskia fahlbuschi*, ce qui n'est pas sans signification en ce qui concerne les ressemblances morphologiques et les rapports phylétiques de ces deux genres. Les tendances évolutives de ce groupe sont : augmentation de la taille, réduction ou perte du mésolophe(ide) et division de l'antérocône(ide). Selon ces critères, la forme de Sinap Tepe se range parmi les populations primitives de ce genre.

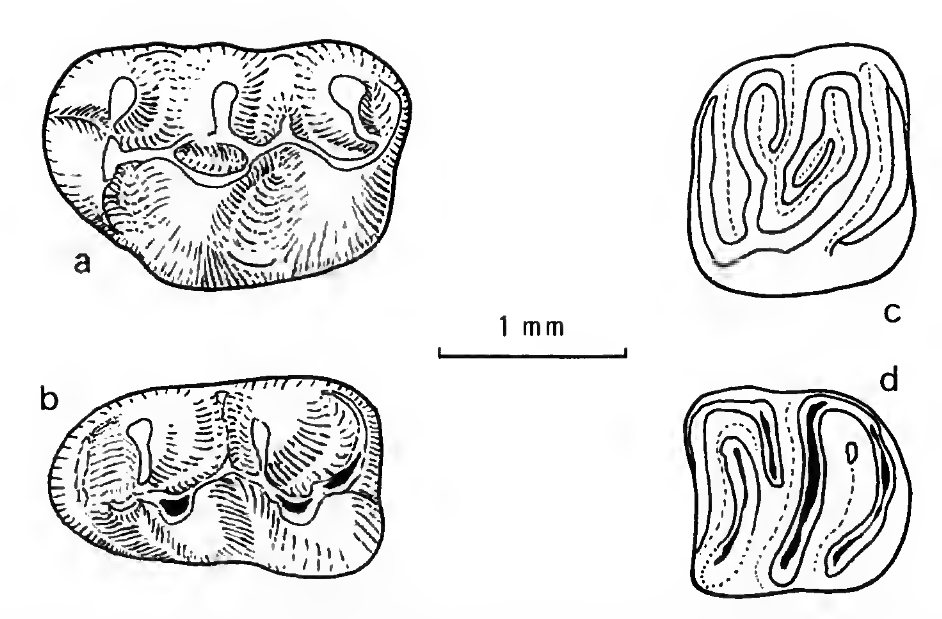


FIG. 5. — *Cricetulodon hartenbergeri* : a, M^1 gauche ; b, M_1 gauche. *Myomimus dehmi* : c, M^1 droite ; d, M_2 gauche.

Deux gisements de la région égéenne, Kastellios Hill 1 en Crète et Bayraktepe I sur la rive anatolienne des Dardanelles ont livré quelques restes décrits respectivement sous le nom de *C.* cf. *sabadellensis* et *Cricetulodon* sp. (DE BRUIJN *et al.*, 1971 ; ÜNAY, 1981). Lors d'un séjour à Utrecht, j'ai eu l'occasion de comparer les deux molaires de Sinap Tepe avec les spécimens de Can Llobateres, Pedregueras IIc et Kastellios Hill.

Les dimensions des deux molaires de Sinap Tepe sont très proches de la moyenne indiquée par FREUDENTHAL (1967, fig. 2 et 3) pour le matériel de Pedregueras IIc, la localité-type de *C. hartenbergeri*. De même, tous les caractères morphologiques des molaires de Sinap se trouvent chez cette espèce. En revanche, *C. sabadellensis* d'Europe occidentale et de Crète se distingue par ses molaires plus grandes (voir DE BRUIJN *et al.*, 1971, fig. 3), par l'antéroconide bifide sur la M_1 et par le mésolophe(ide) absent ou très court. *Cricetulodon* sp. de Bayraktepe I est la forme la plus ancienne (limite Astaracien-Vallésien) attribuée à ce genre. Il s'agit d'une espèce de la taille de *C. sabadellensis*, mais partageant de nombreux caractères de *C. hartenbergeri* : antérocône(ide) simple ou à peine divisé sans être sillonné, double connexion entre l'antéroconide et le complexe protoconide-métaconide de la M_1, mésolophe(ide) parfois très long, etc. Il est regrettable que cette forme ne soit pas connue par un matériel plus abondant.

Enfin, *Kowalskia moldavica* Lungu, 1981, de Kalfa, Sarmatien de Moldavie, semble être une forme assez proche de *C. sabadellensis*.

Famille : GLIRIDAE Thomas, 1897

MYOMIMUS Ognev, 1924

ESPÈCE-TYPE : *M. personatus* Ognev, 1924. Actuel, Asie centrale.

Myomimus dehmi (de Bruijn, 1966)
(Fig. 5c et d ; pl. I, 6 et 7)

MATÉRIEL : M^1 droite (1,14 × 1,30) et M_2 gauche (1,20 × 1,10).

DESCRIPTION ET COMPARAISON

La M^1 a une forme rectangulaire et une surface occlusale concave. Le dessin dentaire comporte, à part les quatre lophes principaux, deux centrolophes et une crête accessoire reliée au centrolophe antérieur. Cette molaire possède trois racines dont une interne et deux externes.

La M_2 présente un schéma occlusal simple. Aux quatre lophides principaux s'ajoutent un centrolophide et une trace de crête accessoire. Cette molaire a deux racines.

La systématique des Gliridae appartenant au « groupe *Myomimus* » a été étudiée en détail par DAAMS (1981) qui a aussi défini les caractères qui distinguent *Myomimus* des autres genres morphologiquement proches, en particulier *Peridyromys* avec lequel sa synonymie avait été proposée. Ce genre est reconnu en Espagne depuis la base du Vallésien où il existe avec deux espèces : *M. multicrestatus* et *M. dehmi* (de Bruijn, 1966). Les mêmes espèces ont été reconnues dans les gisements grecs et turcs dès le Vallésien supérieur (DE BRUIJN, 1976 ; DE BRUIJN et VAN DER MEULEN, 1979). Les principales tendances évolutives observées chez les espèces de *Myomimus* par DAAMS (1981) sont la simplification du dessin dentaire et l'augmentation de la taille des molaires.

En fonction de ces critères et selon les morphotypes définis par cet auteur, la forme de Sinap Tepe correspond au morphotype D pour la M^1 et au morphotype 2 pour la M_2. Ces morphotypes, les plus fréquents dans les gisements vallésiens d'Espagne et de Grèce, correspondent en fait aux schémas dentaires de *M. dehmi*. L'étroite ressemblance des molaires de Sinap Tepe avec celles décrites de ces deux pays nous conduit donc à les attribuer à cette espèce.

Famille : Sciuridae Gray, 1821

Atlantoxerus sp.
(Pl. I, 5)

Matériel : une P_4 gauche (1,85 × 1,70).

Description et comparaison

Cette unique dent a une forme subtriangulaire. Ceci est dû essentiellement au rapprochement du protoconide et du métaconide qui sont fusionnés à leur base. La crête reliant le protoconide à l'hypoconide est repoussée vers le centre de la dent, au lieu d'être proche du bord interne comme chez *A. tadlae* ou *A. blacki* du Miocène moyen. L'hypoconide est de loin le tubercule le plus important ; par contre, l'entoconide se détache à peine de la crête postérieure qui relie ces deux tubercules. Chez la plupart des espèces d'*Atlantoxerus* l'entoconide est plus volumineux et mieux détaché que sur cette P_4 ; mais il est fréquent de voir une grande variation de ces caractères lorsque le matériel est abondant. En tout cas, la morphologie de cette dent est dans l'ensemble assez proche de celles des espèces attribuées à *Atlantoxerus*.

III. MAGNÉTOSTRATIGRAPHIE

A — Échantillonnage de terrain

Dans le secteur de Sinap Tepe, l'étendue et la bonne qualité des affleurements sont favorables pour la levée des coupes recouvrant les formations de Pazar et de Sinap. De ce fait, il est possible d'échantillonner des sections parallèles et/ou complémentaires pour la magnétostratigraphie. Cependant, l'importance de la couche altérée et la nature souvent meuble des sédiments, en particulier dans la Formation de Sinap, alourdissent le travail de terrain. La recherche de la roche en place et non altérée suppose l'usage fréquent de la pioche. De même, il n'est guère possible de prélever des carottes forées.

Dans le but d'une étude préliminaire, j'ai prélevé des blocs orientés dans 32 niveaux (= sites), répartis de bas en haut comme suit : 8 dans une section de la Formation de Pazar, située au nord-est de Sinap Tepe ; 2 dans la coulée volcanique qui recouvre cette section ; 2 au sommet de la série de Sinap inférieur dans le ravin à l'est de Sinap Tepe ; 20 autres niveaux dans une section située à l'aplomb de la Localité I. Cette dernière section recouvre l'essentiel de la série de Sinap moyen et la base de Sinap supérieur (un site). L'emplacement stratigraphique des niveaux de prélèvements est indiqué sur les figures 6 et 8.

Les blocs ont été forés au laboratoire afin d'obtenir des échantillons cylindriques de volume standard. L'air comprimé a été utilisé pour refroidir la mèche et évacuer la poussière.

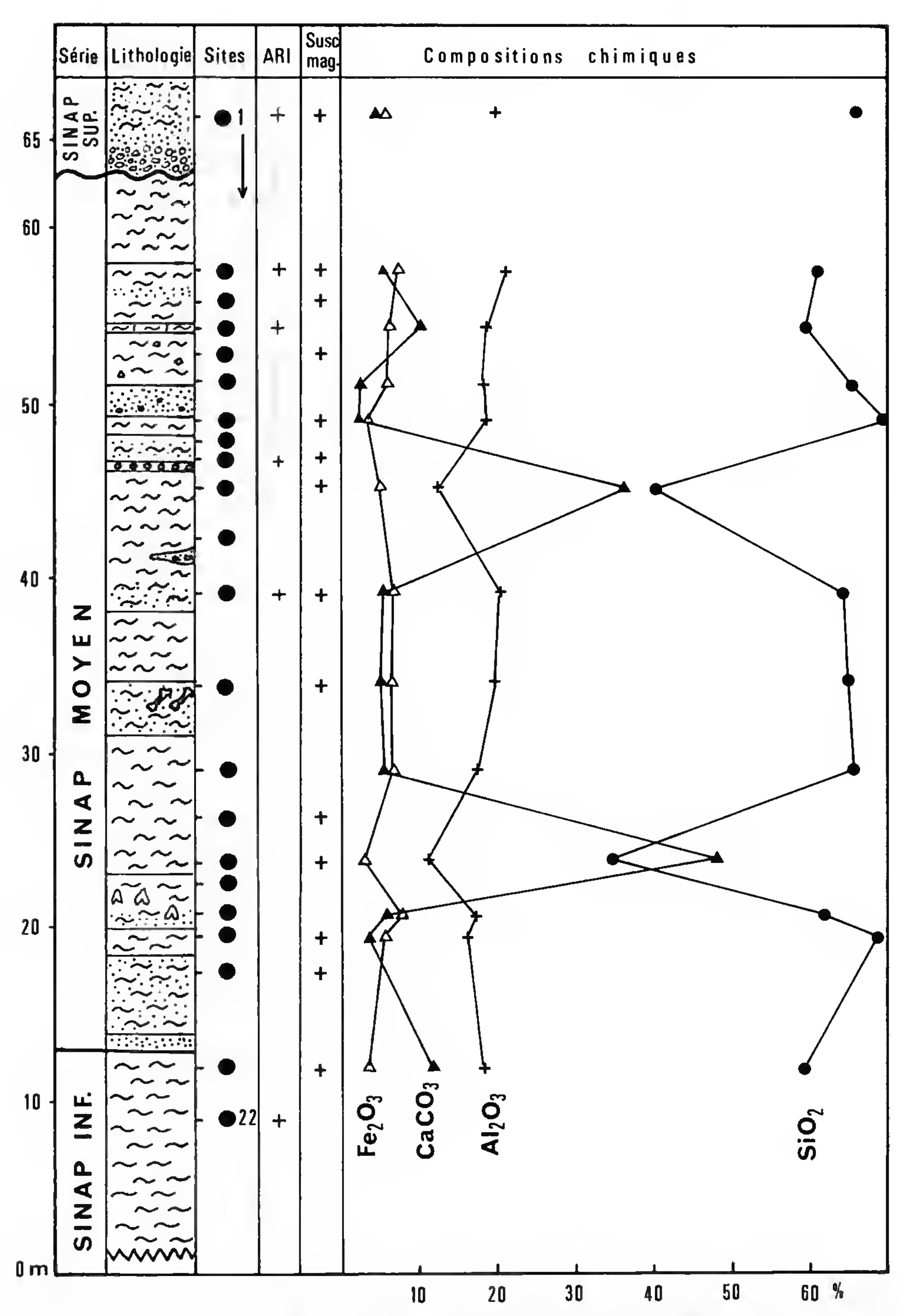


FIG. 6. — Stratigraphie de la Formation de Sinap et composition chimique des sédiments. Sur cette figure sont indiqués également la position stratigraphique des sites pour la magnétostratigraphie et des échantillons utilisés pour les mesures de l'aimantation rémanente isotherme (ARI) et de la susceptibilité magnétique.

B — Propriétés sédimentaires et magnétiques

Seuls les sédiments de la Formation de Sinap ont fait l'objet de cette étude (fig. 6 et 7). Pour avoir une idée de la composition chimique des sédiments, une analyse quantitative a été effectuée sur treize échantillons de divers niveaux. La figure 6 donne les pourcentages des principaux oxydes et carbonates dans ces sédiments.

D'une manière générale, on observe un fort pourcentage de SiO_2 et inversement un faible pourcentage de $CaCO_3$ (en général inférieur à 10 %). Cependant, dans deux sites nous observons une augmentation du taux de carbonates et une diminution des oxydes. Conforme à la lithologie de ces dépôts, leur richesse en SiO_2 signifierait un environnement sédimentaire à fort apport détritique dans un régime fluviatile. De même, la faible proportion de carbonate suppose la rareté des milieux à faible énergie favorables à leur formation.

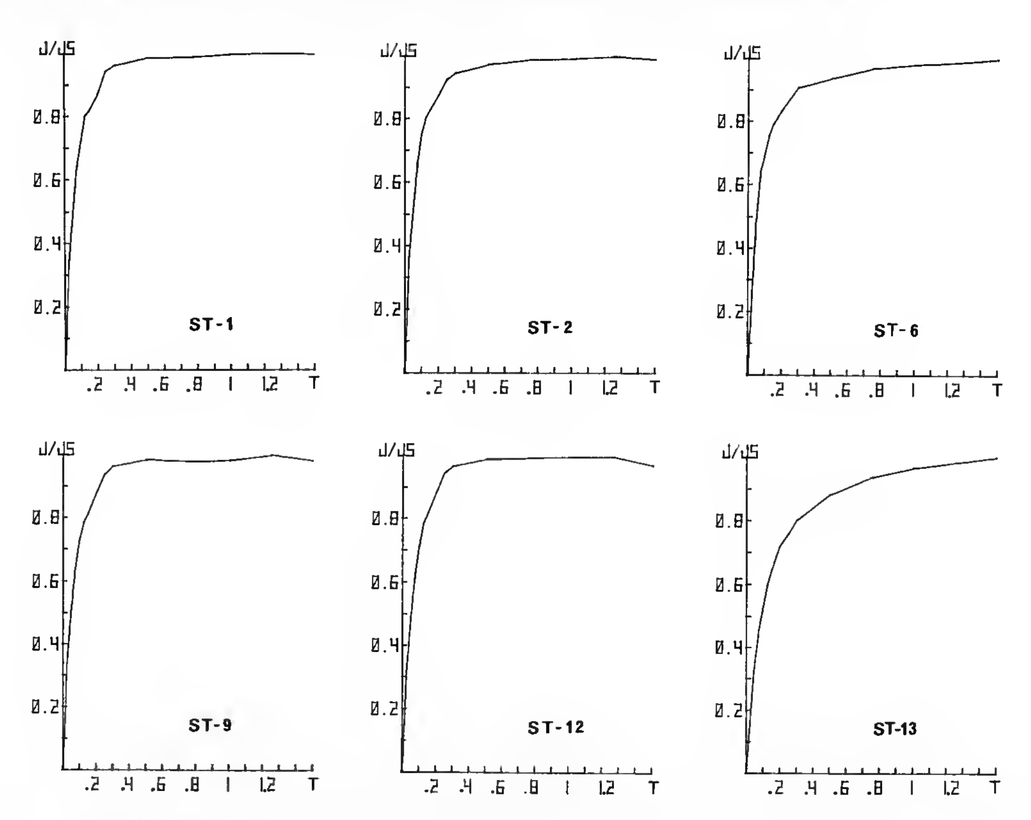


Fig. 7. — Courbes d'acquisition de l'aimantation rémanente isotherme pour six sites de la Formation de Sinap. Tous les échantillons sont saturés jusqu'à 1,5 Teslas.

L'acquisition de l'aimantation rémanente isotherme (ARI) a été étudiée sur dix échantillons de la Formation de Sinap. La figure 7 montre les courbes de saturation de six d'entre eux. 86 % à 91 % de l'ARI totale est acquise à 0,2 Teslas. Cela indique que le principal

minéral porteur de la rémanence devrait être de la magnétite. De même, les températures de blocage inférieures à 600° C observées lors de la désaimantation thermique confortent ce point de vue.

C — Analyse de l'aimantation rémanente

Les mesures de l'aimantation rémanente ont été effectuées avec un magnétomètre cryogénique de type LETI au Centre des Faibles Radioactivités à Gif-sur-Yvette. 17 échantillons de la Formation de Pazar, 4 de la coulée volcanique et 61 autres de la Formation de Sinap ont été désaimantés étape par étape jusqu'à la destruction quasi totale de leur aimantation. La désaimantation thermique, employée pour 69 échantillons, s'avère être mieux adaptée pour cette opération que la désaimantation par champ alternatif.

L'intensité de l'aimantation rémanente naturelle (ARN) est très faible dans les premiers sites de la Formation de Pazar. A partir du niveau de 28 m, elle augmente régulièrement jusqu'à la coulée volcanique (fig. 8). La désaimantation des échantillons provenant de ces quatre sites successifs a montré que les directions d'aimantation (de polarité inverse) sont très proches, voire identiques à celles obtenues dans les volcaniques. De ces observations, nous pouvons déduire que les sédiments sous-jacents à la coulée ont vraisemblablement été réaimantés lors de la mise en place de cette dernière. La réaimantation des niveaux supérieurs et la faible intensité d'aimantation des niveaux inférieurs sont des conditions défavorables pour la magnétostratigraphie. Cette étude n'a donc pu aboutir à aucun résultat concernant les polarités magnétiques de la Formation de Pazar.

Quant à la coulée volcanique, quatre échantillons provenant de deux sites ont été désaimantés. Après élimination d'une composante visqueuse à des faibles températures, on obtient une forte composante primaire de polarité inverse. Les moyennes des directions pour ces échantillons sont : $D = 172$, $I = -64$, $k = 19$, $\alpha_{95} = 18{,}5$.

Dans les 22 sites de la Formation de Sinap, l'intensité de l'ARN est très variable : de 1 à 100×10^{-3} A/m (fig. 8). Elle comporte en général une composante secondaire détruite à l'étape de 150 ou 200° C ; il s'agit d'une aimantation parasite soit acquise lors du séjour des échantillons au laboratoire, soit due à un minéral de formation secondaire à faible coercivité. Dans une dizaine d'échantillons, l'élimination de cette composante a nécessité des températures de l'ordre de 300° C. Pour la plupart des échantillons, il est possible de définir clairement la déclinaison et l'inclinaison de la composante primaire, grâce à des directions relativement stables lors des étapes successives de la désaimantation thermique (fig. 9).

Parallèlement à la désaimantation, l'évolution de la susceptibilité magnétique a été vérifiée sur 28 échantillons (fig. 6). Elle n'a pas montré de modification notable.

Les directions de la composante primaire ont été définies selon le diagramme de chaque échantillon (fig. 9). Les moyennes des déclinaisons et des inclinaisons, calculées à l'aide de la statistique de Fischer, sont rapportées sur la figure 10 en fonction de la hauteur stratigraphique. Sur cette figure, les cercles pleins indiquent les sites avec une bonne cohérence des directions, les cercles semi-pleins sont des sites qui montrent une certaine dispersion ($\alpha_{95} > 20°$). Les valeurs des déclinaisons et des inclinaisons sont parfaitement antipodales entre les sites de polarité normale et inverse. Ceci permet de s'assurer que ces directions indiquent bien les polarités contemporaines à la mise en place des sédiments.

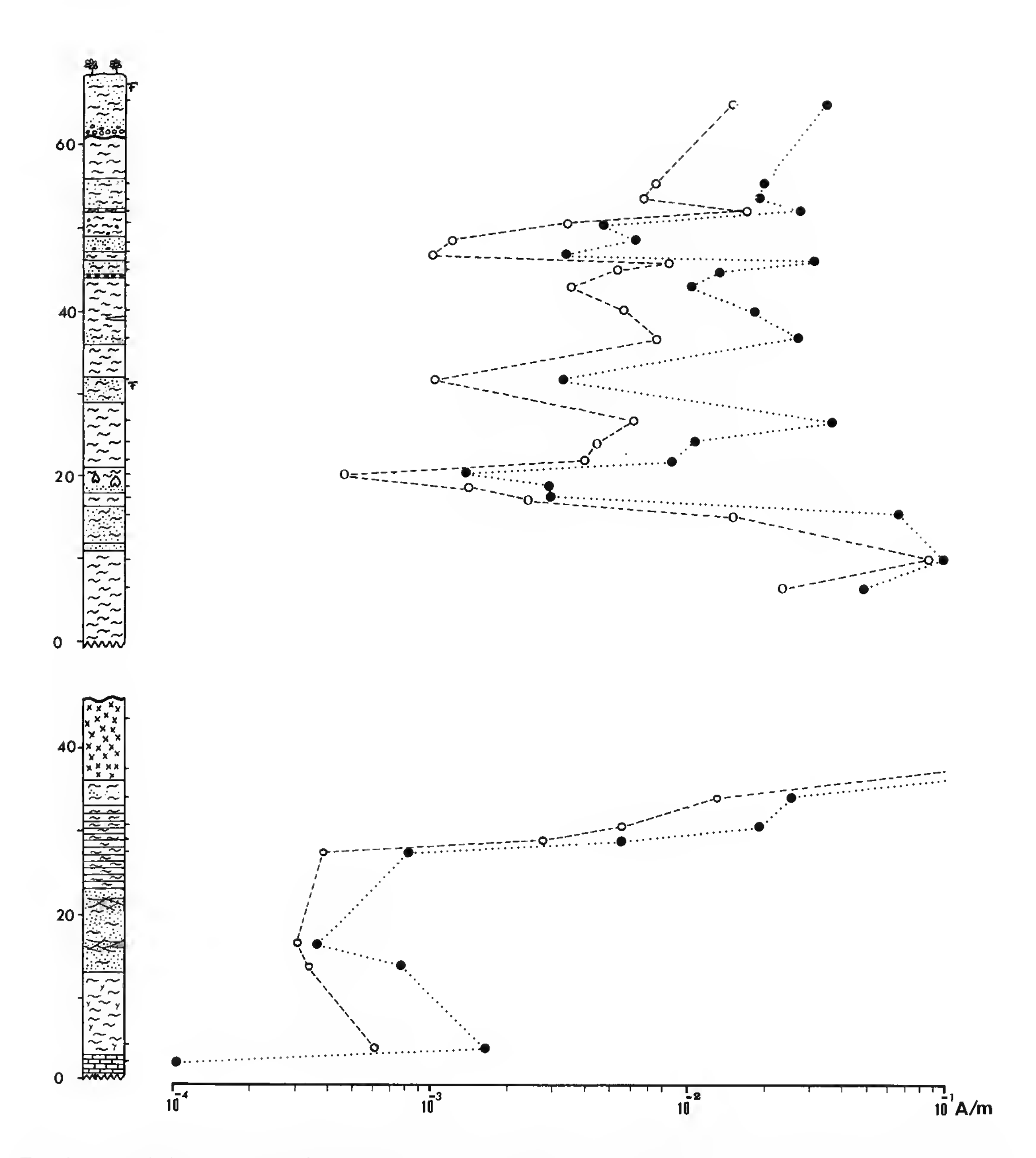


FIG. 8. — Variation de l'intensité de l'aimantation rémanente à la température ambiante (●) et après désaimantation à 300° C (o). La section du bas concerne la Formation de Pazar et celle du haut la Formation de Sinap. Observons l'augmentation progressive des intensités d'aimantation sous la coulée andésitique.

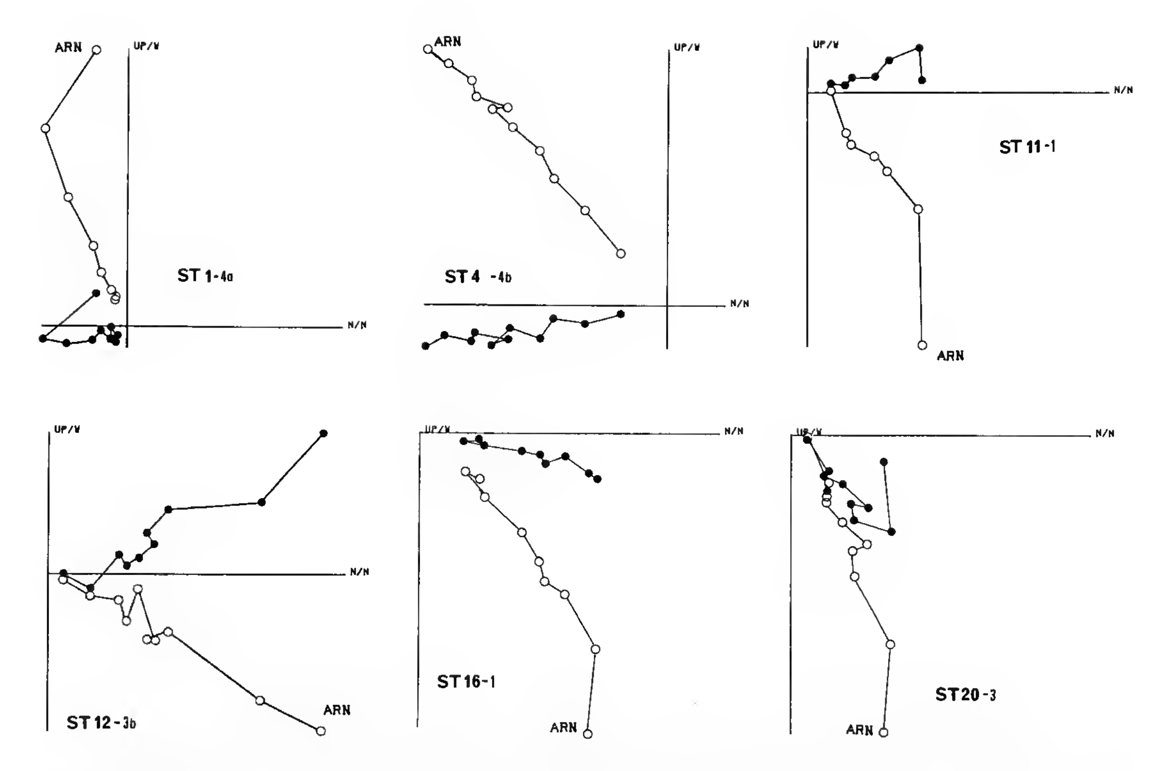


FIG. 9. — Diagrammes de projection orthogonale de Zijderveld pour six échantillons prélevés dans la Formation de Sinap.

La latitude du pôle géomagnétique (fig. 11) a été calculée sur les moyennes des déclinaisons et des inclinaisons de la composante primaire dans chaque site. Les signes utilisés sont identiques à ceux de la figure 10. Les latitudes ainsi obtenues sont assez élevées et tout à fait antipodales.

D — POLARITÉS MAGNÉTIQUES

Dans la Formation de Sinap, les deux sites du sommet de la série de Sinap inférieur, ainsi que les onze premiers sites de la série de Sinap moyen sont de polarité normale. Étant donné qu'il y a une lacune d'échantillonnage entre ces deux séries, on ne peut pas affirmer leur appartenance à la même zone de polarité. La zone de polarité normale de Sinap moyen s'étale sur 30 m d'épaisseur. Elle est suivie d'une zone à polarité inverse sur 12 m, représentée par sept sites. Enfin, l'unique site de Sinap supérieur est également de polarité inverse (fig. 11). Étant donné que l'échantillonnage de la série de Sinap moyen est relativement serré — la distance verticale la plus importante entre deux sites n'excède pas 5 m — et qu'elle ne comporte pas de lacune de sédimentation apparente, il paraît peu probable qu'une autre zone de polarité puisse exister dans cette série.

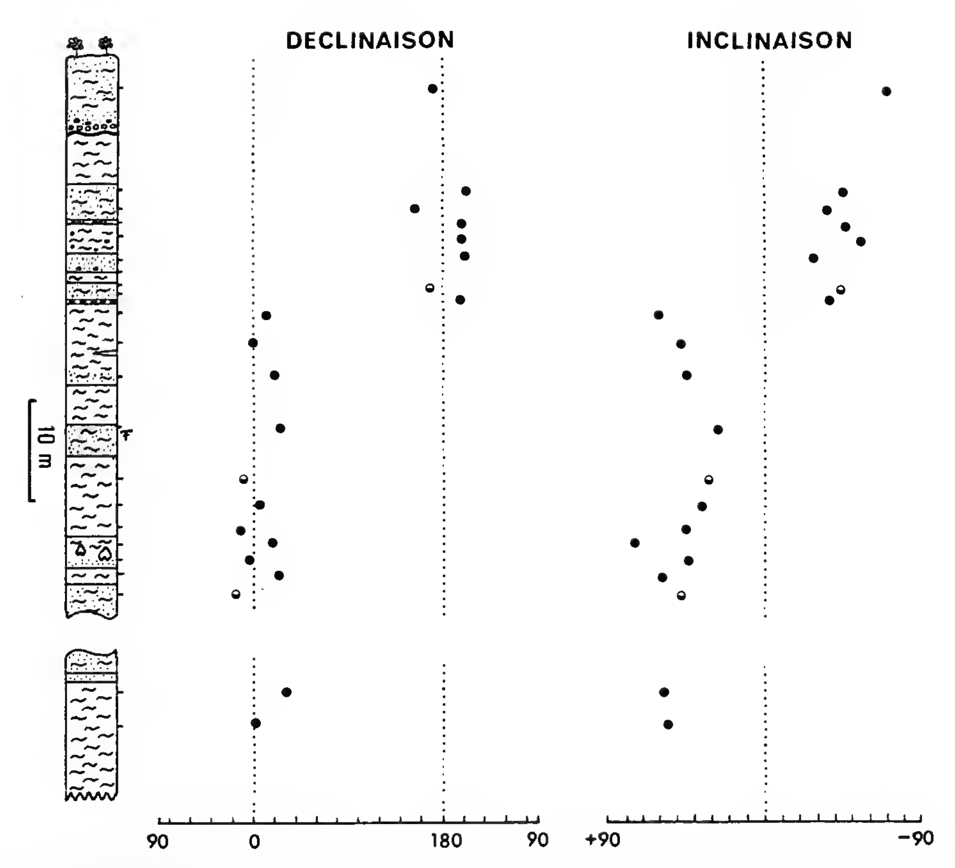


Fig. 10. — Déclinaisons et inclinaisons de l'aimantation rémanente primaire en fonction de la stratigraphie des séries de Sinap.

Selon ces résultats, la série de Sinap moyen présente deux polarités : normale puis inverse. Rappelons que la riche faune de mammifères de cette série est attribuée au Vallésien (de 11,5 à 9 Ma environ, voir Sen, 1990). Dans l'échelle des inversions géomagnétiques (Harland *et al.*, 1982), l'intervalle entre 10,30 et 8,98 Ma correspond à une longue période de polarité normale, appelée Chron 11 ou Anomalie 5. La succession des zones de polarité de Sinap moyen ne peut être corrélée avec cet intervalle. Cela implique que la faune de Sinap moyen est antérieure à 10,3 Ma ; autrement dit, elle est du Vallésien inférieur.

Dans l'intervalle de 12,7 à 10,3 Ma de l'échelle géomagnétique, la durée des épisodes à polarité normale est inférieure à 0,26 Ma. La zone de polarité normale de Sinap moyen, épaisse de 30 m, devrait correspondre à l'un de ces épisodes. Nous pouvons en conclure que toute la série de Sinap moyen a été déposée dans un laps de temps assez court et que la différence d'âge entre les quatre gisements de mammifères de cette série paraît négligeable d'un point de vue biochronologique. La nature détritique des dépôts et la dominance des oxydes dans la composition chimique des sédiments plaident également en faveur d'un fort taux de sédimentation.

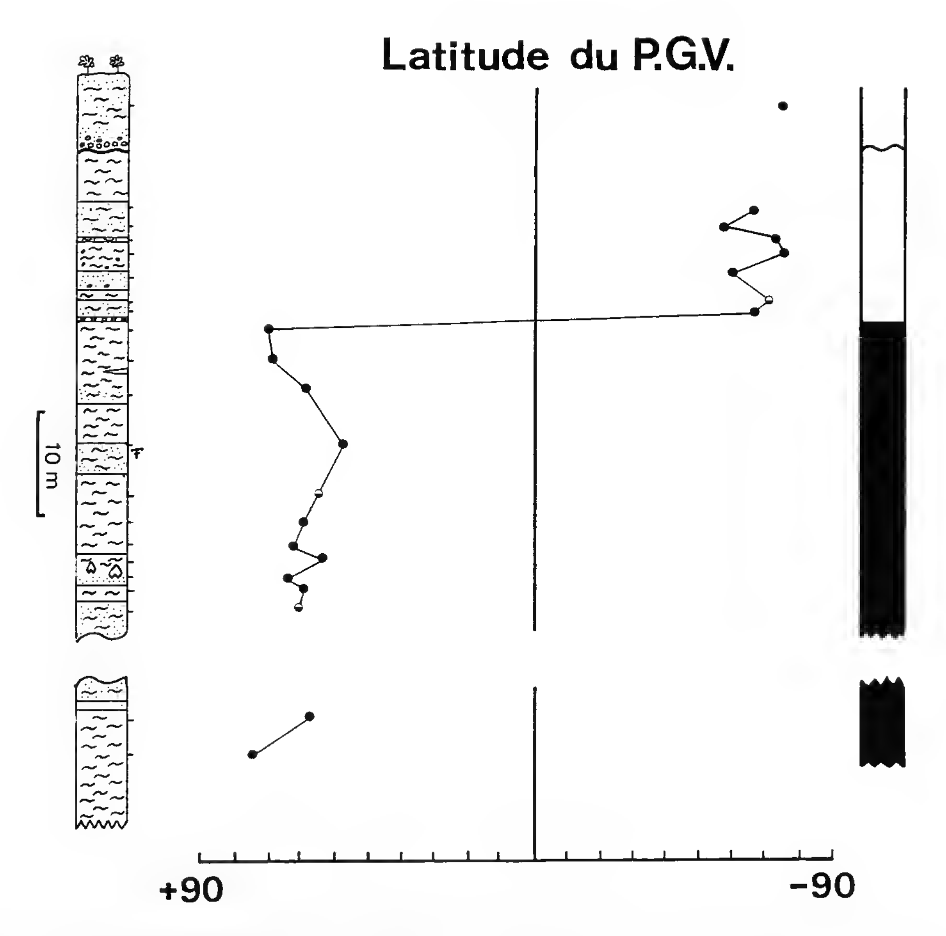


Fig. 11. — Latitude du pôle géomagnétique virtuel (PGV) en fonction de la stratigraphie et les polarités magnétiques observées dans les séries de la Formation de Sinap.

CONCLUSIONS

Par leur richesse en mammifères néogènes, les séries de la Formation de Sinap se rangent parmi les sites les plus importants de Turquie. En ce qui concerne les grands mammifères, la plupart des taxons décrits par Ozansoy (1957, 1961*a*, 1965) et par Tekkaya (1970 à 1975) doivent être révisés afin d'actualiser leur attribution systématique. De même, l'essentiel du matériel récolté depuis 1967 reste inédit.

Cette étude essaie d'abord de présenter les rapports géométriques des formations sédimentaires et volcaniques observées dans le secteur du Sinap Tepe. D'après Ozansoy (1955, 1965), la Formation de Sinap renferme trois séries appelées Sinap inférieur, moyen et supérieur. La présence d'une discordance importante entre les séries de Sinap moyen et supérieur et leur

différence lithologique et faunique suggèrent de ne pas inclure la série supérieure dans la Formation de Sinap.

La synthèse des remarques de divers auteurs sur la faune de Sinap moyen, les observations sur les découvertes plus récentes et enfin l'étude ci-dessus d'une faunule de micromammifères ne laissent aucun doute sur son attribution au Vallésien. La plupart des espèces de grands et petits mammifères ont des affinités avec celles connues en Asie et en Europe, et dans une certaine mesure avec l'Afrique du Nord. Cet aspect démontre une fois de plus la position de carrefour de cette région et l'étendue des relations biogéographiques au Vallésien.

L'environnement des faunes de Sinap moyen n'a, à ma connaissance, jamais été évoqué. La grande diversité des herbivores indique un milieu relativement ouvert et riche en végétation basse. A côté des brouteurs, nous devons remarquer l'abondance des groupes mangeurs de feuilles,tels les Giraffidae, Rhinocerotidae et Proboscidiens, et la présence des Suidae qui sont inféodés à des aires arborées. En tenant compte de ces éléments, on pourrait définir l'environnement de ces faunes comme une savane arborée, à climat relativement chaud et humide. La faune de micromammifères décrite ci-dessus ne reflète probablement pas le spectre complet. Un lavage-tamisage à plus large échelle pourrait permettre d'enrichir non seulement le matériel, mais aussi le nombre de taxons.

En Turquie, les gisements de mammifères datant du Vallésien sont rares et, de surcroît, leurs listes fauniques sont préliminaires en raison de l'insuffisance des études systématiques détaillées. C'est à Esme-Akçaköy (SICKENBERG *et al.*, 1975) que nous trouvons la faune la plus proche de celle de Sinap moyen. A l'exception d'*Anchitherium* et de *Listriodon*, tous les genres de ce gisement sont reconnus à Sinap Tepe. L'existence de ces deux genres à Esme-Akçaköy, ainsi que le stade évolutif moindre d'*Allohyaena* (cf. SCHMIDT-KITTLER, 1976) confèrent à ce gisement un âge antérieur à Sinap moyen.

Les gisements de Bayraktepe, situés sur la rive sud des Dardanelles, nous fournissent d'autres points de repère. Les grands mammifères qui y ont été récoltés sont à présent inédits, mais les rongeurs ont été décrits par ÜNAY (1976, 1980, 1981). Bayraktepe I a en commun avec la Localité I de Sinap Tepe les genres *Atlantoxerus* et *Cricetulodon*. Il a été placé dans la zone MN 8 en raison de la présence d'*Anchitherium* et de *Listriodon* et l'absence de *Megacricetodon* et de *Democricetodon* (ÜNAY & DE BRUIJN, 1984). Bayraktepe II, situé 80 m environ au-dessus du premier, a en commun avec la Localité I *Byzantinia dardanellensis* et *Atlantoxerus* sp. Ce gisement à *Hipparion* a également livré une M^1 de *Progonomys cathalai* et une autre espèce de *Byzantinia* à traits dentaires plus évolués que chez la forme de Sinap Tepe. ÜNAY et DE BRUIJN (1984) l'ont rangé dans la zone MN 10, ce qui n'est pas incompatible avec l'âge proposé ici pour la faune de Sinap moyen. Notons toutefois que les rongeurs de cette localité sont peu diversifiés, comportant six espèces dont deux Castoridae (ÜNAY, 1981).

L'étude magnétostratigraphique d'une section recouvrant presque la totalité de la série de Sinap moyen a mis en évidence la succession d'une zone de polarité normale suivie d'une zone inverse. Ces polarités ne peuvent être corrélées avec la longue période normale Chron 11 ou Anomalie 5 dont la durée s'étale entre 10,30 et 8,98 Ma, d'après HARLAND *et al.*, 1982, mais elles pourraient correspondre avec une période antérieure au Chron 11. Ce résultat, étayé par des données biostratigraphiques, permet de placer la série de Sinap moyen et ses riches faunes de mammifères dans le Vallésien inférieur.

Remerciements

C'est sur les pentes de Sinap Tepe que le Professeur F. OZANSOY a guidé mes premiers pas en paléontologie. C'est encore lui qui m'a transmis l'enthousiasme de cette discipline. En 1972, j'ai bénéficié dans ces mêmes lieux des compétences de MM. L. GINSBURG et E. HEINTZ. Pour la comparaison des micromammifères, M. B. ENGESSER (Bâle) et Mme E. ÜNAY (Ankara) m'ont envoyé des moulages. L'étude paléomagnétique a été effectuée au Laboratoire de Paléomagnétisme, dirigé par M. C. LAJ, du Centre des Faibles Radioactivités. Dans ce même Centre, Mme C. JEHANNO a eu l'amabilité d'analyser la composition chimique de mes échantillons. Les photos au MEB sont l'œuvre de M. C. ABRIAL. Ce manuscrit a été relu par MM. GERAADS, L. GINSBURG et Mme I. LORIDANT.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGUILAR, J. P., 1981. — Évolution des Rongeurs miocènes et paléogéographie de la Méditerranée occidentale. Thèse d'État, Univ. Montpellier, 203 p. 19 fig., 13 tabl., 7 pl.

ANDREWS, P., et I. TEKKAYA, 1980. — A revision of the Turkish Miocene hominoid *Sivapithecus meteai*. *Paleontology*, **23** (1) : 85-95, 2 fig., 4 tabl.

ARGYROPULO, A. I., 1938. — On the fauna of Tertiary Cricetidae of U.S.S.R. *C. r. (Dokl.) Acad. Sc. URSS*, **20** (2/3) : 223-226, 1 fig.

CRUSAFONT PAIRO, M., 1961. — Giraffoidea, *In* : J. PIVETEAU (éd.), Traité de Paléontologie. Masson, Paris, VI, **1** : 1022-1037, fig. 120-135.

DAAMS, R., 1981. — The dental pattern of the dormice *Dryomys, Myomimus, Microdyromys* and *Peridyromys*. *Utrecht Micropal. Bull.*, spec publ., **3** : 1-115, 42 fig., 5 pl.

DE BRUIJN, H., 1966. — On the mammalian fauna of the *Hipparion* — beds in the Catalayud — Teruel Basin (Prov. Zaragoza, Spain). Part II. The Gliridae. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, B, **69** (3) : 1-21.

— 1976. — Vallesian and Turolian rodents from Biotia, Attica and Rhodes (Greece). *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, B, **79** (5) : 361-384, 1 fig., 5 pl.

DE BRUIJN, H., P. Y. SONDAAR et W. J. ZACHARIASSE, 1971. — Mammalia and Foraminifera from the Neogene of Kastellios Hill (Crete), a correlation of continental and marine biozones. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, B, **74** (5) : 1-22, 5 fig., 4 pl.

DE BRUIJN, H., et A. J. VAN DER MEULEN, 1979. — A review of the Neogene rodent succession in Greece. *Annls géol. Pays hell.*, H.S., 1979, fasc 1 : 207-217, 5 fig.

ENGESSER, B., 1980. — Insectivora und Chiroptera (Mammalia) aus dem Neogen der Türkei. *Schweiz. Paläont. Abh.*, Basel, **102** : 45-149, 76 fig., 8 tabl.

EROL, O., 1955. — Ankara ve civarinin jeolojisi hakkinda rapor. Rapp. inédit, MTA no 2491, Ankara.

FORSTEN, A., 1968. — Revision of the Palearctic *Hipparion*. *Acta zool. fenni.*, Helsinki, **119** : 1-134, 42 fig., 4 pl.

FREUDENTHAL, M., 1967. — On the mammalian fauna of the Hipparion-beds in the Calatayud-Teruel basin. III. *Democricetodon* and *Rotundomys* (Rodentia). *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, B, **70** (3) : 298-315, 4 fig., 2 pl.

GAZIRY, A. W., 1976. — Jungtertiare Mastodonten aus Anatolien (Turkei). *Geol. Jb.*, Hannover, B, **22** : 3-143, 2 fig., 2 tabl., 16 pl.

GÜRBÜZ, M., 1981. — Description and stratigraphic range of *Hemicyon sansaniensis* (Ursidae) from the middle Miocene of Inonu (NW Ankara) area (en turc). *Bull. geol. Soc. Turkey*, Ankara, **24** : 85-90, 3 fig., 1 pl.

HARLAND, W. B., A. V. COX, P. G. LLEWELLYN, C. A. G. PICKTON, A. G. SMITH et R. WALTERS, 1982. — A geologic time scale. Cambridge Univ. Press, 128 p.

HOWELL, F. C., et G. PETTER, 1980. — The *Pachycrocuta* and *Hyaena* lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the Hyaenidae). Their relationships with Miocene ictitheres : *Palhyaena* and *Hyaenictitherium*. *Geobios*, Lyon, **13** (4) : 579-623, 10 fig., 6 tabl.

HOWELL, F. C., et G. PETTER, 1985. — Comparative observations on some middle and upper Miocene hyaenids. Genera : *Percrocuta* Kretzoi, *Allohyaena* Kretzoi, *Adcrocuta* Kretzoi (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). *Geobios*, Lyon, **18** (4) : 419-476, 16 fig., 7 tabl., 7 pl.

JAEGER, J. J., 1977. — Les rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb. *Palaeovert.*, Montpellier, **8** (1) : 1-166, 33 fig., 36 tabl., 7 pl.

JAEGER, J. J., J. MICHAUX et B. DAVID, 1973. — Biochronologie du Miocène moyen et supérieur continental du Maghreb. *C. r. Acad. Sci., Paris*, D-**277** : 2477-2480, 1 fig., 1 pl.

LUNGU, A. N., 1981. — Hipparionovaia fauna crednego Sarmata Moldavii. 118 p., 11 tabl., 15 pl. (en Russe).

MEIN, P., 1975. — Résultats du groupe de travail des Vertébrés. Rept. Activity R.C.M.N.S. Working Groups (1971-1975), Bratislava, p. 78-81, 2 tabl.

NICOLAS, P. J., 1978. — Un nouveau gisement de Vertébrés dans le Chersonien : Kutchuk Tchekmedjè Ouest (Thrace turque). *C.r. Acad. Sci., Paris*, D-**287** : 455-458.

NIKOLOV, I., et E. THENIUS, 1967. — *Schizochoerus* (Suidae, Mammalia) aus dem Pliozan von Bulgarien. *Annln naturh. Mus. Wien*, **71** : 329-340, 4 fig.

ÖNGÜR, T., 1976. — Kizilcahamam, Camlidere, Celtikci ve Kazan dolayinin jeoloji durumu ve jeotermal enerji olanaklari. Rapp. inédit, MTA, Ankara.

— 1977. — Volcanologic and petrologic study of the SW of Kizilcahamam (en turc). *Bull. geol. Soc. Turkey*, Ankara, **20** : 1-12, 10 fig.

OZANSOY, F., 1955. — Sur les gisements continentaux et les Mammifères du Néogène et du Villafranchien d'Ankara (Turquie). *C. r. Acad. Sci., Paris*, **240** : 992-994.

— 1957. — Faunes de Mammifères du Tertiaire de Turquie et leurs révisions stratigraphiques. *Bull. Miner. Res. Explor. Inst., Ankara*, **49** : 29-48, 2 fig., 2 pl.

— 1961*a*. — Résultats essentiels de l'étude de la succession faunique de la région d'Ankara (Turquie). *Ibid.*, **56** : 50-60.

— 1961*b*. — *Hyaena senyureki* Ozansoy du Pliocène supérieur (Sinap moyen) et la répartition verticale du genre *Hyaena* dans le système pliocène de Turquie. *Ibid.*, **57** : 97-120, 8 fig., 2 pl.

— 1962. — Étude des gisements continentaux et des Mammifères du Cénozoïque de Turquie. *C. r. Séanc. Soc. géol. Fr.*, Paris, **3** : 77-78.

— 1965. — Étude des gisements continentaux et des Mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paris, NS, **44** (1) : 92 p., 14 fig., 5 tabl., 10 pl.

— 1966. — Turkiye Senozoik çaglarinda fosil insan formu problemi ve biostratigrafik dayanaklari. *Ankara Univ. D.T.C.F. Yay.*, **172** : 104 p., 15 fig.

SCHMIDT-KITTLER, N., 1976. — Raubtiere aus dem Jungtertiar Kleinasiens. *Palaeontogr.*, Stuttgart, Abt. A, **155** : 1-131, 119 fig., 5 pl.

SCHULTZ, C. B., M. R. SCHULTZ et L. D. MARTIN, 1970. — A new tribe of saber-toothed cats (Barburofelini) from the Pliocene of North America. *Bull. Univ. Nebr. St. Mus.*, 9 (1) : 1-31, 13 fig.

SEN, S., 1977. — La faune de rongeurs pliocènes de Çalta (Ankara, Turquie). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3[e] sér., n[o] 465, Sci. de la Terre **61** : 89-172, 5 fig., 9 tabl., 14 pl.

— 1982. — Biogéographie et biostratigraphie du Néogène continental de la Région égéenne. Apports des rongeurs. *Geobios*, Lyon, mém. spéc., **6** : 465-472, 2 fig.

— 1990. — *Hipparion* Datum and its chronologic evidence in the Mediterranean area. *In* : LINDSAY E. H., V. FAHLBUSCH et P. MEIN (eds.), European Neogene mammal chronology. Plenum Press, New York, NATO ASI series, series A, **180** : 495-505, 4 fig.

SEN, S., et E. ÜNAY, 1978. — Cricetodontini (Rodentia, Mammalia) miocènes de Turquie. Évolution et biostratigraphie. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, (7), **20** (6) : 837-840, 2 fig.

SEN, S., et E. ÜNAY, 1979. — Sur quelques Cricetodontini (Rodentia) du Miocène moyen d'Anatolie. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, B, **82** (3) : 293-301, 16 fig.

SICKENBERG, O., J. D. BECKER-PLATEN, L. BENDA, D. BERG, B. ENGESSER, W. GAZIRY, K. HEISSIG, K. A. HUNERMANN, P. Y. SONDAAR, N. SCHMIDT-KITTLER, K. STAESCHE, U. STAESCHE, P. STEFFENS et H. TOBIEN, 1975. — Die Gliederung des hoheren Jungtertiars und Altquartars in der Turkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung fur die internationale Neogen-Stratigraphie. *Geol. Jb.*, Hannover, B, **15** : 1-167, 4 fig., 8 tabl., 1 pl.

SIMONS, E. L., et D. R. PILBEAM, 1965. — Preliminary revision of the Dryopithecinae (Pongidae, Anthropoidea). *Folia Primat.*, Basel, **3** (2/3) : 81-152, 4 fig., 1 tabl.

STAESCHE, U., et P. Y. SONDAAR, 1979. — *Hipparion* aus dem Vallesium und Turolium (Jungtertiär) der Turkei. *Geol. Jber.*, Hannover, B, **33** : 35-79, 26 fig., 5 tabl.

TEKKAYA I., 1970. — A horn-core of *Gazella deperdita* Gervais (n. var.) from Middle Sinap. *Bull. Miner. Res. Explor. Inst., Ankara*, **74** : 59-60, 1 pl.

— 1973. — Une nouvelle espèce de *Gazella* de Sinap moyen. *Ibid.*, **80** : 118-143, 4 fig., 24 tabl., 5 pl.

— 1974. — The Bovidae fauna of Middle Sinap of Turkey. *Bull. geol. Soc. Turkey*, Ankara, **17** (1) : 174-186, 1 fig.

— 1975. — Orta Sinap Bovinae faunasi. *Turk. Jeol. Kur. Bull.*, Ankara, **18** (1) : 27-32, 1 pl.

TOBIEN, H., 1968. — Palaontologische Ausgrabungen nach jungtertiaren Wirbeltieren auf der Insel Chios (Greichenland) und bei Maragheb (NW-Iran). *Jber. Verein. « Freunde Univ. Mainz »* : 51-58, 7 fig.

— 1978. — New species of Cricetodontini (Rodentia, Mammalia) from the Miocene of Turkey. *Mainzer geowiss. Mitt.*, **6** : 209-219, 17 fig.

ÜNAY, E., 1976. — The remains of *Steneofiber jaegeri* Kaup (Rodentia, Mammalia) found in the Canakkale region. *Bull. Miner. Res. Explor. Inst., Ankara*, **86** : 95-100, 1 fig., 2 tabl., 3 pl.

— 1980. — The Cricetodontini (Rodentia) from the Bayraktepe section (Çannakale, Turkey). *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, B, **83** (4) : 399-418, 3 fig., 4 pl.

— 1981. — Middle and upper Miocene rodents from the Bayraktepe section (Çanakkale, Turkey). *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, B, **84** (2) : 217-238, 4 fig., 4 pl.

— 1990. — *Turkomys pasalarensis* Tobien, its range of variation in the type locality at Pasalar, Turkey. *Journ. Human Evol.*, **19** : 437-443, 1 fig., 1 tabl., 2 pl.

ÜNAY, E., et H. DE BRUIJN, 1984. — On some Neogene rodent assemblages from both sides of the Dardanelles, Turkey. *Newsl. Stratigr.*, Berlin, **13** (3) : 119-132, 3 fig.

PLANCHE I

Schizogalerix sinapensis n. sp. de la Localité I de Sinap Tepe : 1 — P^2-M^2 gauche, holotype. 2 — P^3 gauche.

Cricetulodon hartenbergeri de la Localité I : 3 — M_1 gauche. 4 — M^1 gauche.
Atlantoxerus sp. de la Localité I : 5 — P_4 gauche.
Myomimus dehmi de la Localité I : 6 — M^1 droite. 7 — M_2 gauche.

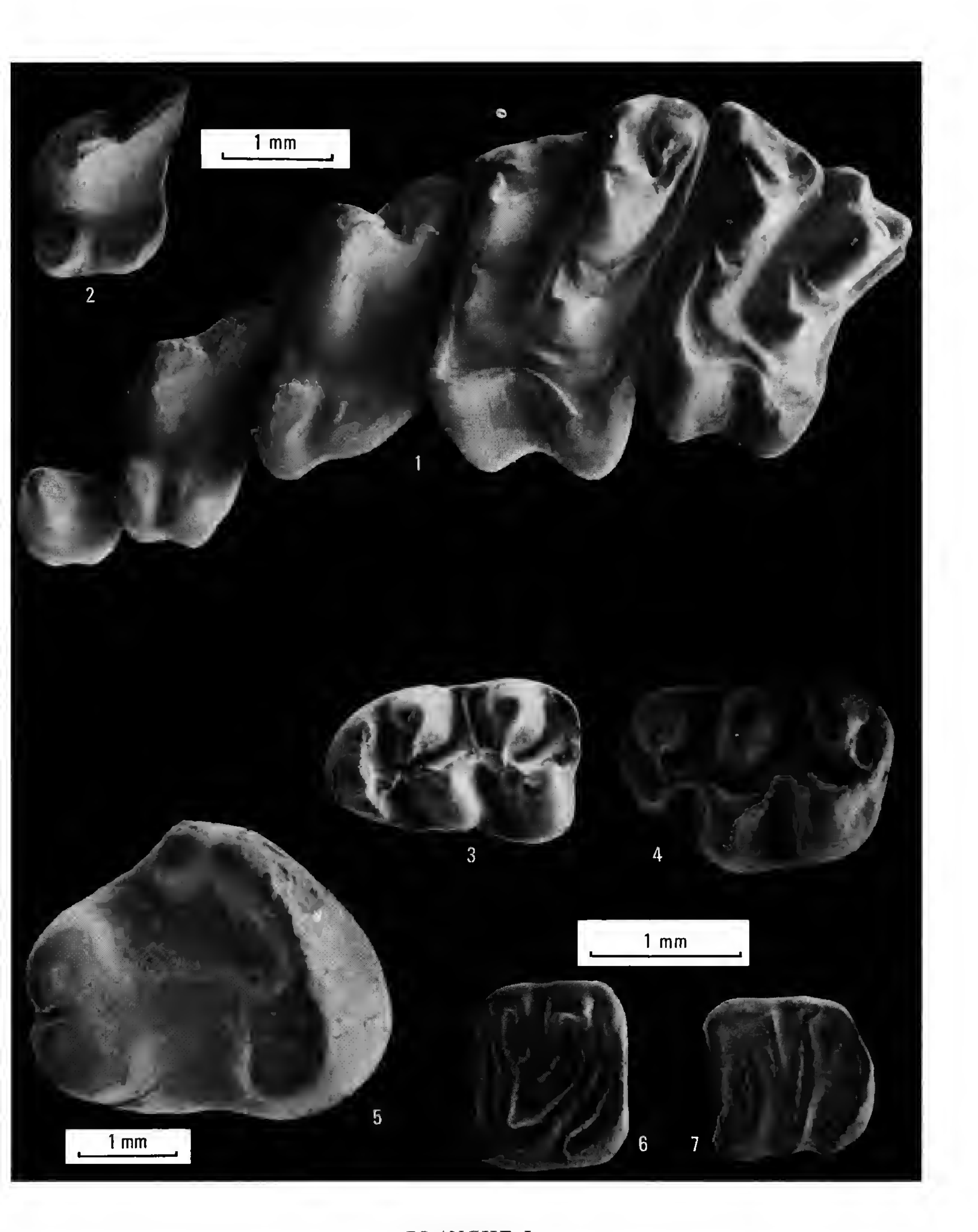


PLANCHE I

PLANCHE II

Byzantinia dardanellensis de la Localité I de Sinap Tepe : 1 — M^1-M^3 droites. 2 — M^1-M^2 gauches. 3 — M^1 droite. 4 — M^3 droite. 5 — M_1 droite. 6 — M_1 gauche. 7 — M_2 droite. 8 — M_2 droite. 9 — M_3 gauche.

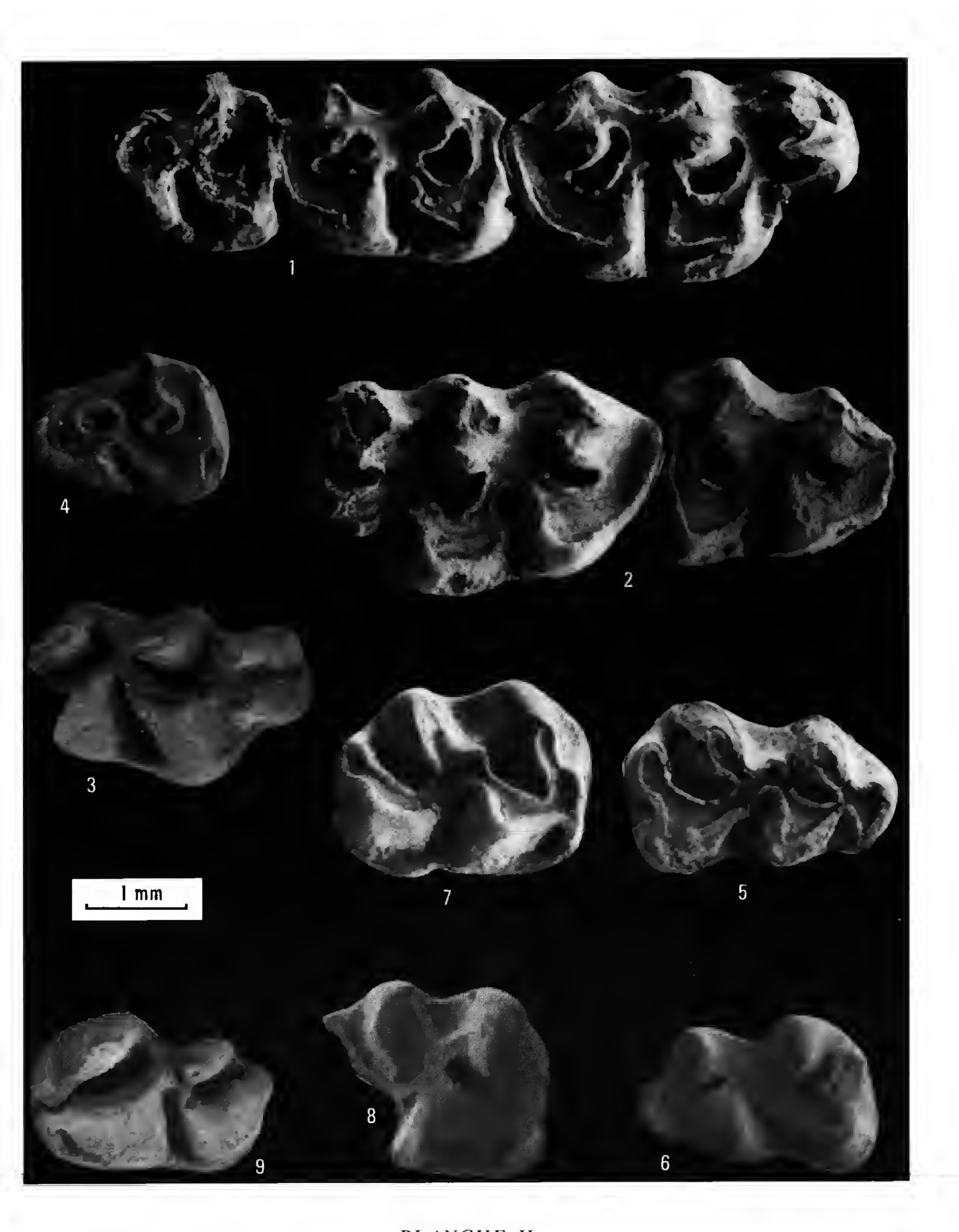


PLANCHE II

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **12**, 1990 (1991),
section C, n[os] 3-4 : 279-326.

A new Ziphiidae (Cetacea) from the Early Miocene of Washington State (USA) and phylogenetic analysis of the major groups of odontocetes

by Christian DE MUIZON

Résumé. — *Squaloziphius emlongi* nov. gen., nov. sp. est un nouveau Ziphiidae du Miocène inférieur de la Formation Clallam et constitue le plus ancien représentant connu de cette famille. Le type, seul spécimen connu de cette espèce, est un crâne partiel (crâne cérébral) qui présente les principales synapomorphies des Ziphiidae (morphologie du synvertex et présence d'une crête prémaxillaire). Ce crâne possède également des synapomorphies de Physeterida (Ziphiidae + Physeteroidae) (largeur du bassin basioccipital, perte de la lame latérale du ptérygoïde). Les Ziphiidae sont divisés en deux sous-familles, les Ziphiinae et les Hyperoodontinae d'après la morphologie de leurs nasaux ; les Physeteridae incluent les Physeterinae et les Hoplocetinae, ce dernier taxon étant probablement paraphylétique. La description de la région auditive et ptérygoïdo-palatine de *Squalodon bariense* permet une nouvelle compréhension de la famille des Squalodontidae qui inclut les genres suivants : *Squalodon*, *Eosqualodon*, *Kelloggia* et *Phoberodon*. *Prosqualodon* est exclu de la famille et constitue un plésion, groupe-frère de tous les autres Platanistoidea (Platanistidae, Squalodelphidae et Squalodontidae). *Sulakocetus* n'est pas un Squalodontidae mais une forme d'affinités incertaines, probablement voisine des Agorophiidae ou des Patriocetidae. La position phylogénétique des Squalodontidae comme groupe-frère de l'ensemble Platanistidae + Squalodelphidae est renforcée par la présence chez les premiers de certains caractères, connus mais plus développés, chez les seconds. Les Eurhinodelphidae et le genre *Eoplatanista* constituent la superfamille des Eurhinodelphoidea. Cette dernière est le groupe-frère de l'infraordre des Delphinida et les deux taxons forment ensemble le groupe-frère des Platanistoidea.

Abstract. — *Squaloziphius emlongi* nov. gen., nov. sp. is a new Ziphiidae from the Early Miocene of the Clallam Formation and represents the oldest known member of the family. The type and only known specimen is the cerebral portion of a skull which shows the main synapomorphies of the Ziphiidae (i.e. morphology of the synvertex and presence of a premaxillary crest). This skull also has some synapomorphies of Physeterida (Ziphiidae + Physeteroidae) (i.e. the width of the basioccipital basin, loss of lateral lamina of pterygoid). The Ziphiidae are divided into Ziphiinae and Hyperoodontinae on the basis of the morphology of their nasals and the Physeteridae are regarded to include the subfamilies : Physeterinae and Hoplocetinae, the latter taxon being probably paraphyletic. The description of the auditory and pterygoido-palatine regions of *Squalodon bariense* allows a new interpretation of the family Squalodontidae. The following genera are included in this group : *Squalodon*, *Eosqualodon*, *Kelloggia* and *Phoberodon*. *Prosqualodon* is excluded from the family, and constitutes the sister-group of all other Platanistoidea (Platanistidae, Squalodelphidae, Squalodontidae). *Sulakocetus* is not Squalodontid but a form of uncertain affinities, probably close to the Agorophiidae or Patriocetidae. The phylogenetic position of the Squalodontidae, as the sister-group of the Platanistidae + Squalodelphidae, is reinforced by the presence in the former, of some features which are known in the latter, but are more developed. The Eurhinodelphidae form, with the genus *Eoplatanista*, the superfamily Eurhinodelphoidea. This latter superfamily is the sister-group of the infraorder Delphinida and both taxa are the sister-group of the Platanistoidea.

C. DE MUIZON, *Institut de Paléontologie, URA 12 CNRS, 8, rue Buffon, 75005 Paris France.*

Introduction

In several recent publications, I have attempted a cladistic approach of the phylogeny of the odontocetes (Muizon, 1984, 1985, 1987). The major novelty of this interpretation was the reconsideration of the superfamily Platanistoidea, a polyphyletic group in Simpson's (1945) understanding. The Platanistidae (*sensu* Muizon, 1984) are related to the Squalodelphidae and together with the Squalodontidae, constitute the superfamily Platanistoidea. The genus *Platanista* is the only extant member of the family Platanistidae whereas the other three living genera included in this family by Simpson (1945) are related to the infraorder Delphinida (see Muizon, 1984 and 1988*c*). The Eurhinodelphidae are the sister-group of the Eoplatanistidae (see Muizon, 1988*a*) and these two families form the superfamily Eurhinodelphoidea which is the sister-group of the Delphinida. The Ziphiidae, and the Physeteroidea (Physeteridae + Kogiidae) are united in the infraorder Physeterida (see Muizon, 1988*b*).

The Squalodontidae and the Eurhinodelphidae have often been regarded as ancestral to the Ziphiidae or closely related to the ancestry of this family (Abel, 1901, 1914; Kellogg, 1928 ; Dal Piaz, 1977). However, in a recent analysis of cetacean phylogeny, Barnes (1984*a*) and Barnes *et al.* (1985 : fig. 1, p. 17) have expressed a different opinion in putting in the same monophyletic group the Delphinoidea, the Squalodontidae, the Squalodelphidae, the Eurhinodelphidae and the Agorophiidae. Although their classification is not followed here, we agree with Barnes (1984*a*) and Barnes *et al.* (1985) with the fact that neither Eurhinodelphidae nor Squalodontidae have close relationships with the Physeterida.

The study of a new genus and species of Ziphiidae from the Early Miocene deposits of the Clallam Formation of Clallam bay (Washington State) and the further preparation of the type specimen of *Squalodon bariensis* (which show perfectly preserved auditory and pterygoido-palatine regions) shed new light on the relationships of the families cited above and substantiates the hypothesis made elsewhere (Muizon, 1984, 1985, 1987) concerning the affinities of the Ziphiidae and Squalodontidae.

In addition to the study of the oldest known Ziphiidae, this work is mainly intended to redefine the families Squalodontidae, Eurhinodelphidae and Ziphiidae, and to analyse their relationships with the other odontocetes.

Abbreviations

Afp : articular facet for the periotic ; *Aft* : articular facet for the tympanic ; *Alct* : anterolateral convexity of the tympanic ; *Alnt* : anterolateral notch of the tympanic ; *App* : anterior process of the periotic ; *Ast* : anterior spine of the tympanic ; *Cpt* : conical process of the tympanic ; *Doca* : dorsal opening of cochlear aqueduct ; *Dofa* : dorsal opening of Fallopian aqueduct ; *Dova* : dorsal opening of vestibular aqueduct ; *Eam* : external auditory meatus ; *Etf* : epitubarian fossa ; *Fcm* : fossa capitis mallei ; *Fps* : falciform process of the squamosal ; *Fr* : frontal ; *Hfp* : hamular fossa of the pterygoid ; *Iam* : internal auditory meatus ; *Iaw* : internal auditory window ; *Iv* : involucrum ; *Lft* : lateral furrow of tympanic ; *Llp* : lateral lamina of the pterygoid ; *Llt* : lateral lobe of tympanic ; *Lpp* : lateral portion of the palatine ; *Mlp* : medial lamina of the pterygoid ; *Mlt* : medial lobe of tympanic ; *Mpp* : medial portion of the palatine ; *Mx* : maxilla ; *Na* : nasal ; *Nfo* : narial fossa opening ; *Occ* : occipital ; *Pal* : palatine ; *Pcp* : pars cochlearis of the periotic ; *Peo* : periotic ; *Pmx* : premaxilla ; *Pop* : postorbital process ; *Ppp* : posterior process of periotic ; *Ppt* : posterior process of tympanic ; *Psep* : pterygoid sinus excavation in the palatine ; *Pt* : pterygoid ; *Ptt* : processus tubarius of tympanic ; *Rw* : round window ; *Scf* : subcircular fossa ; *Spp* : superior process of periotic ; *Sps* : spiny process of the squamosal ; *Spt* : sigmoid process of tympanic ; *Sq* : squamosal ; *Stf* : fossa for stapedial muscle ; *Upn* : notch for unciform process of

tympanic ; *Vgt* : ventral groove of tympanic ; *Vtp* : ventral tuberosity of periotic ; *Zps* : zygomatic process of the squamosal.

IGUP : Istituto di Geologia e Paleontologia dell' Universita de Padova, Italia.
MHNGR : Muséum d'Histoire naturelle de Grenoble, France.
MHNL : Muséum d'Histoire naturelle de Lyon, France.
MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.
USNM : United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA.

I — THE CLALLAM BAY ZIPHIID

The Clallam Bay specimen (USNM 181528) is a well preserved cerebral skull which was obtained by the U.S. National Museum from the Emlong Collection (fig. 1 and 2). Mention of the skull in the Emlong notes is as follows : " n 298. Large porpoise skull clallam Formation Miocene period. Traded from Mr. Glen Willison, Clallam Bay, Washington. He found the skull about 1955, a few hundred yards East of Slip Point Lighthouse near Clallam Bay, Washington. I obtained specimen in summer 1965 ".

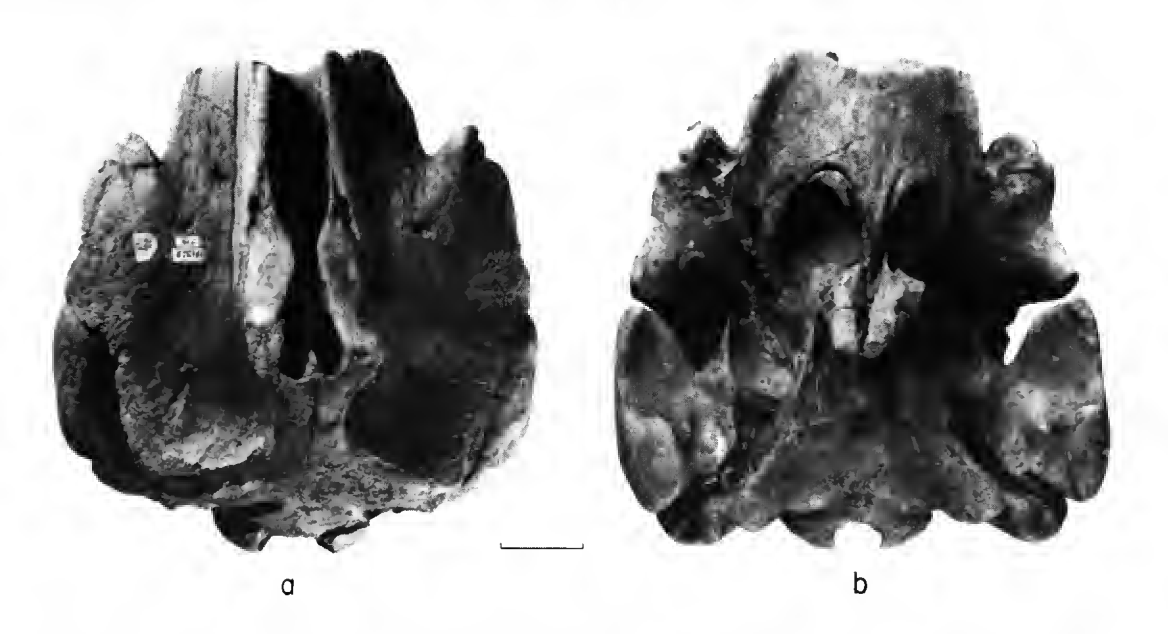


FIG. 1. — *Squaloziphius emlongi* nov. gen., nov. sp. Holotype, USNM 181528. a, skull in dorsal view ; b, skull in ventral view. Clallam Bay, Washington State, USA ; Clallam Formation (Early Miocene). (Scale = 5 cm.)

Systematic paleontology

Family Ziphiidae (Gray, 1850) Gray, 1865

Subfamily Squaloziphiinae nov.

SQUALOZIPHIUS nov. gen.

Diagnosis : as for of the species.

Derivatio nominis : *Squalo*, recalls the primitive characters shared with the squalodonts, and *Ziphius*, is the type genus of the family.

Type species : *Squaloziphius emlongi* nov. gen., nov. sp.

Squaloziphius emlongi nov. gen., nov. sp.

Diagnosis : Small ziphiid close in size to *Mesoplodon bidens* ; rostrum wide at its base and dorso-ventrally flattened ; narial fossa very elongated and passing continuously to the mesorostral gutter ; premaxillae with spiracular plates narrow and straight in lateral view, showing the typical transverse premaxillary crest of ziphiids on the vertex, and overhanging the maxillae laterally ; naso-frontal platform elongated antero-posteriorly ; temporal fossa visible dorsally and not totally covered by maxillae and parietals ; jugal and lacrymal not fused ; preorbital process prominent and antorbital notch deep ; supraorbital process thin ; zygomatic process very large and stout and having an enormous rounded postglenoid process ; pterygoid bones with long and unexcavated hamular apices. Wide and large hamular fossa for the hamular lobe of the pterygoid sinus ; dorsal border of the pterygoid sinus not reaching the roof of the orbit and temporal fossa ; palatines large ; alar process of the basioccipital excavated by a fossa for a medial lobe of pterygoid sinus ; basioccipital basin extremely large and wide ; lamboid crests not very long and supraoccipital wide and flat ; cerebral skull not as developed as in the living ziphiids.

Type Specimen : The only known specimen of *S. emlongi* is a skull lacking the major part of the rostrum and the auditory bones (USNM 181528).

Type locality : Clallam Bay, a few hundred meters East of Slip Point Lighthouse, Washington (USA), according to Emlong's personal field notes.

Age : Clallam Formation. Early Miocene age according to Addicot (1976).

A — Description of the skull of *Squaloziphius emlongi*

The cranium of *Squaloziphius* is close in size to those of *Squalodon* and *Ninoziphius* and to small species of *Mesoplodon*. It is, nevertheless, smaller than those of most living ziphiids. Because the rostrum of the only known specimen is broken at its base, no comparison of length can be made. The cerebral skull was shorter than in *Squalodon* and *Prosqualodon*. This

condition is a consequence of the more pronounced telescoping of the skull and of the position of the supraoccipital which is more vertical than in the Squalodontidae.

Only the posterior 6 to 8 cm of the rostrum is preserved. In this region, it is dorso-ventraly flattened and the maxillae have a crest-like lateral edge. The cross-section of the posterior region of the rostrum is similar to that in most specimens of *Mesoplodon* but is not as high as in this genus (fig. 3). However, in *Mesoplodon* the lateral edges of the maxillae, on the rostrum, sometimes lose their crest morphology, and the section becomes more or less circular, a condition found in the middle and anterior region of the rostrum. The section at the base of the rostrum of *Squaloziphius* does not have the V-shaped morphology observed in *Ninoziphius* and *Berardius* (fig. 3) where the premaxillae are generally lower than the lateral edge of the maxillae ; in *Squaloziphius* and always in *Mesoplodon*, the dorsal surface of the premaxillae at the base of the rostrum overhangs the lateral crest of the maxillae (fig. 3). The crest-like (V-shaped in section) lateral edge of the maxilla at the base of the rostrum of *Squaloziphius* differs from that observed in *Squalodon* and *Prosqualodon* where it is always rounded (U-shaped in transverse section). This latter condition is also found in *Berardius* and possibly in *Ninoziphius*. *Squaloziphius* also differs from *Squalodon*, *Prosqualodon* and from most of the other Ziphiidae in having the lateral border of the maxillae at the base of the rostrum very flat until the bottom of the antorbital notch ; in the genera mentioned above the dorso-lateral surface of the maxillae shows a clear, rounded, thickening (as seen in section) which has a maximum development in *Hyperoodon*. However, in *Mesoplodon* this condition is sometimes barely marked or is absent and, when present, the thickening is located on the border between the rostrum and the cerebral skull ; in fact, it forms a prominent ridge on the medial edge of the antorbital notch. It extends backwards and half of its length is posterior to the bottom of the antorbital notch. The flattened condition of *Squaloziphius emlongi* is closer to that in *Mesoplodon* (where the thickening is sometimes absent) than to any other recent ziphiids.

The width of the rostrum of *S. emlongi* at its base is not significantly different from that of Squalodontidae but is larger than in other Ziphiidae.

The mesorostral gutter is wide and deep as in *Mesoplodon* when it is not filled by a bony expansion of the mesethmoid. It passes continuously to the narial fossa as in the Squalodontidae, and Ziphiidae whose mesorostral gutter is not invaded by a pachyostotic mesethmoid. This condition is a primitive character which disappears in the Delphinoidea + Inioidea where the anterior extremity of the narial fossa is closed, by the contacting (or almost contacting) premaxillae. *Mesoplodon* is the most specialized ziphiid in this respect, as the anterior edges of its narial fossa show a well-marked angulation of the premaxillae which somewhat approaches the Delphinida condition. The narial fossa of *Squaloziphius emlongi* is very elongated because of the morphology of the medial edges of the premaxillae and shows an intermediate condition between that of the Squalodontidae, which is even more elongated and that of the Ziphiidae, which is more rounded anteriorly. The morphology of the narial fossa in *Squaloziphius* and squalodontids is primitive, a condition also of the Eurhinodelphidae (for use of this name, see Muizon, 1988*a*).

The premaxillae are fairly salient and parallel-sided in their rostral portion ; they resemble the ziphiid condition, and clearly differ from squalodontid premaxillae, which are almost flat in their rostral portion and which taper anteriorly, at least until the middle of the rostrum. The premaxillary foramina are well developed and proportionally wider than in *Mesoplodon* and *Squalodon* ; they are located approximately 3 cm behind the line joining the bottom of the

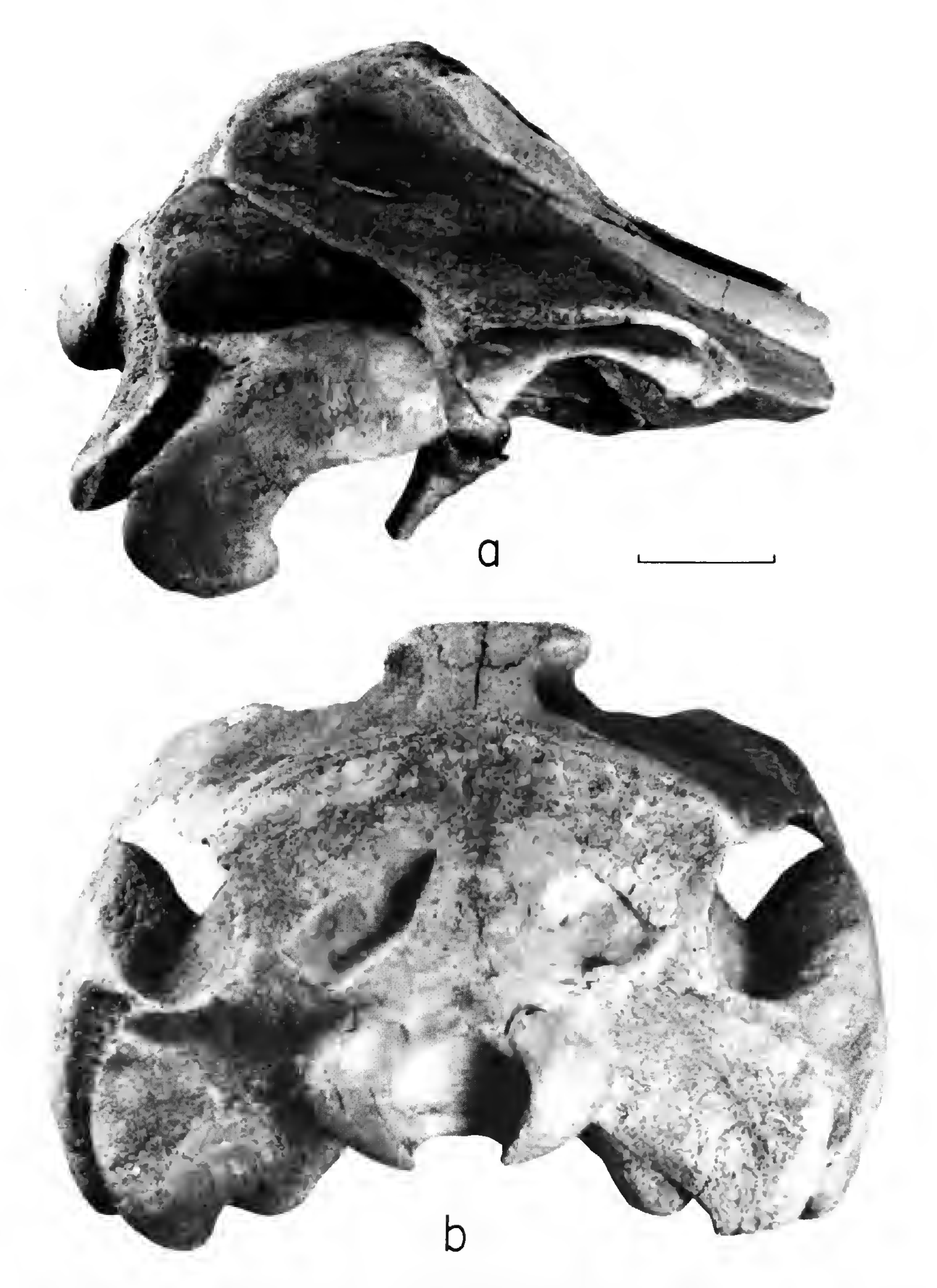


FIG. 2. — *Squaloziphius emlongi* nov. gen., nov. sp. Holotype, USNM 181528. a, skull in lateral view ; b, skull in occipital view. Clallam Bay, Washington State, USA ; Clallam Formation (Early Miocene). (Scale = 5 cm.)

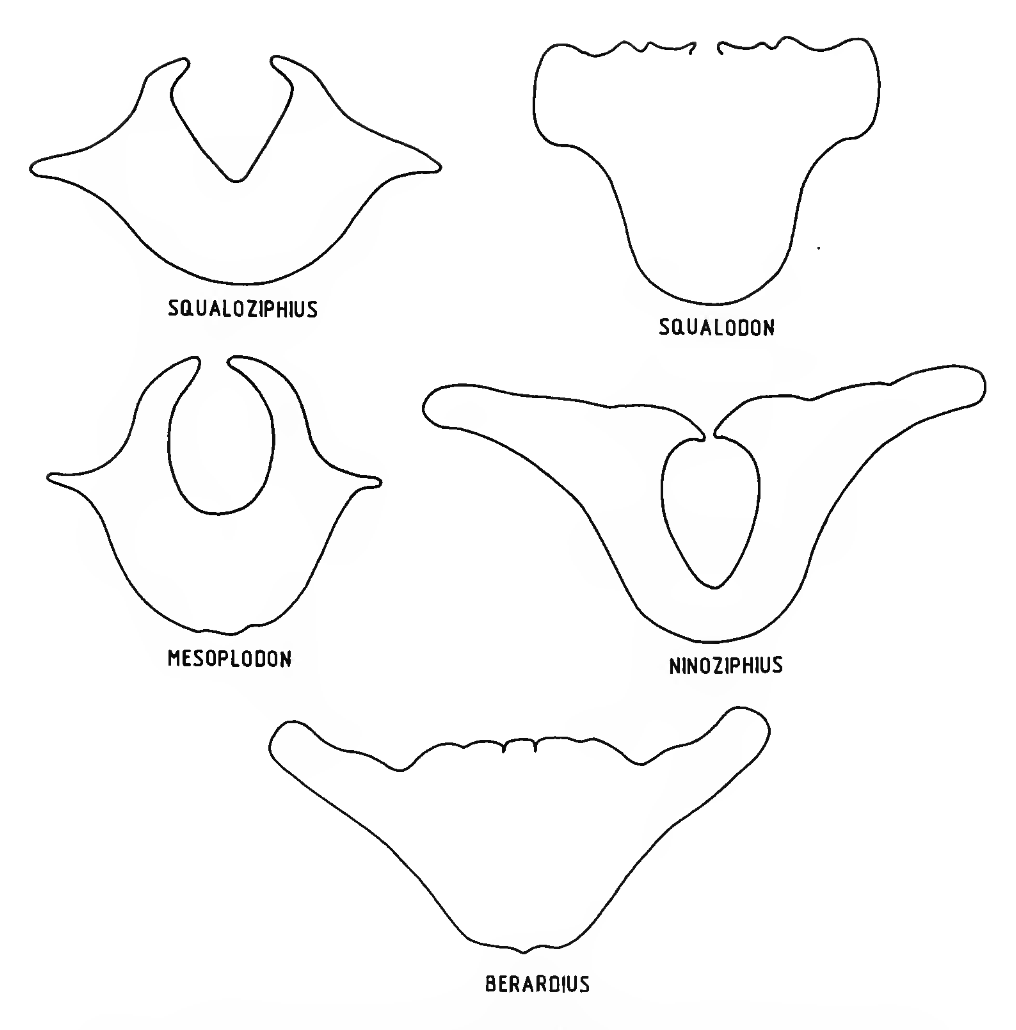


Fig. 3. — Transverse section of the rostrum at the base in some Ziphiidae (not drawn to scale).

antorbital notches, while they are far anterior to it in *Squalodon* and *Prosqualodon*, are slightly anterior to it or approximately on it in *Berardius* and *Ziphius* and are approximately on it or posterior to it in *Mesoplodon*. From the premaxillary foramen of *Squaloziphius emlongi*, a deep groove (the posterolateral sulcus) runs posteriorly along the lateral edge of the premaxilla and slightly anterior to the vertex, passing below the portion of the premaxilla which is medial to it. A similar condition is seen in *Berardius*, where the posterior extremity of the premaxilla overhangs the passage of the posterior ramus of the premaxillary artery, as in *Squaloziphius*. The anteromedian sulcus (the groove for the anterior ramus of the premaxillary artery) is clearly present but reaches the medial edge of the premaxilla 2 cm beyond while in *Berardius*

it extends until the anterior third of the rostrum. The medial groove is moderately marked as in *Berardius*. The morphology of the premaxillary arterial grooves of *Squaloziphius* more closely resembles that of *Berardius* than that of any other living ziphiids and of any squalodonts, where the grooves are usually barely discernible.

The posterior extremities of the premaxillae of *Squaloziphius* are slightly abraded, particularly on the left side ; the right premaxilla however, is well enough preserved to allow observation of its principal features. The premaxillae of *Squaloziphius emlongi* are narrower than in the other ziphiids and squalodonts ; they are elevated and overhang the maxilla, and show a clear widening of their posterior apex which constitute the typical ziphiid premaxillary crest as defined by MOORE (1988). It is much narrower than in most living ziphiids but approaches in size the narrow crest of *Berardius*. The spiracular plates are also very narrow when compared to those of recent ziphiids but in contrast to them, are parallel sided.

The notable narrowness of the spiracular plates probably indicates a week development of the premaxillary sacs which lay upon them.

As in the other Ziphiidae, the posterior process of each premaxillary crest is inserted between the nasal and the uplifted medial edge of the maxilla, and contacts the antero-lateral angle of the frontal.

The posterior region of the premaxillae of *Squaloziphius* is very different from that of the Squalodontidae, which are wider and lower. The premaxillae of Squalodontidae do not present any premaxillary crest and are simply inserted between the maxilla and the frontal and nasal.

The vertex is markedly elevated compared to that of the Squalodontidae and is typically ziphiid in this respect. The nasals and the frontals form a dorso-posteriorly oriented rectangular platform. *Squaloziphius* resembles in this respect the condition observed in *Berardius*. The nasals of *Squaloziphius* are small and rectangular and are approximately parallel sided. They are much smaller than the very long and the wide nasals of *Berardius*, resembling those of *Mesoplodon* in this respect. However, *Squaloziphius* differs from this latter genus by having nasals whose anterior border overhang the narial fossa, and which do not have the anterior notch observed in *Mesoplodon* and *Hyperoodon* ; their anterior edges are crest-shaped and simply slightly concave.

The nasal bones of the living Ziphiidae show two characteristic morphotypes. The *Berardius*-type has nasal bones which are well developed, generally long and protrude forwards, their anterior extremities being anterior to the anterior point of the premaxilla-nasal suture. This type is found in *Berardius, Ziphius, Ziphirostrum* and *Choneziphius*. The *Mesoplodon*-type shows much smaller nasal bones whose anterior extremity is always posterior to, or at the same level as, the anteriormost region of the premaxilla-nasal suture. Moreover, in this type the antero-medial angle of each nasal presents a well marked excavation which makes an anterior valley in the vertex, while at the homologous place in the *Berardius*-type, there is an elevation. The antero-lateral angle of the nasal bone in the *Mesoplodon*-type forms (except *Indopacetus*) a protruding apophysis which is incorporated into the premaxillary crest and is a part of it. It is never anterior to the premaxillary crest. This type is found in *Mesoplodon, Hyperoodon* and *Indopacetus*.

The nasal morphology of *Squaloziphius emlongi* cannot be related to any of those morphotypes. In fact, it represents a primitive morphotype which could be ancestral to both of the morphotypes which exist in the living beaked whales.

The frontals on the vertex are approximately rectangular and their posterior extremities

insert between the maxilla and the occipital. Anteriorly, the frontals do not wedge between the nasals as they do in *Mesoplodon* ; in this respect, *Squaloziphius* is similar to *Berardius*.

The general morphology of the vertex of *Squaloziphius*, therefore, shows typical ziphiid features such as its elevation, its premaxillary crest and the laterally overhanging premaxillae. Moreover, in the nature and relationship of its components (premaxillae, maxillae, nasals, frontals and supraoccipital) it shows the typical ziphiid morphology of the synvertex as defined by MOORE (1968).

The ziphiid synvertex is present in fossil Ziphiidae such as *Ziphirostrum* and *Choneziphius*. It is absent in *Ziphiodelphis*, a genus regarded by DAL PIAZ (1977) as ancestral to ziphiids, a point which is discussed below.

In lateral view, the vertex of *Squaloziphius emlongi* is lower than in other Ziphiidae, but is higher than it is in Squalodontidae and Eurhinodelphidae. The spiracular plates of the premaxillae are almost straight or are slightly concave. They differ from very concave plates found in most other Ziphiidae. Within this family, *Berardius* is certainly the closest to *Squaloziphius* in the morphology of the spiracular plates.

In posterior view, the vertex of *Squaloziphius emlongi* shows ziphiid features such as the narrowness of the fronto-nasal platform, the strong extroversion of the lateral border of the maxilla. These characters are never developed to such an extent on any non-ziphiid odontocete.

In dorsal view, the maxillae do not totally cover the temporal fossa. In this respect, *Squaloziphius emlongi* is intermediate between the classical ziphiid condition where the temporal fossa is totally covered by the lateral expansion of the maxilla, frontal and parietal and the squalodontid condition where the temporal fossa is entirely visible dorsally and where the lateral border of the maxillae is much less expanded. In fact, the modification between the squalodontids and the ziphiid morphologies in that region of the skull is mainly achieved by a postero-lateral translation of the lambda which forces away the edge of the maxilla over the zygomatic process of the squamosal.

The dorsal surface of the maxillae in the cerebral skull is fairly flat as in squalodontids ; *Squaloziphius* differs in this respect from other ziphiids where the maxilla is always elevated in the occipital region or at the base of the rostrum on the insertion of the medial part of the rostral muscle. The lateral borders of the maxillae in the type specimen of *Squaloziphius emlongi* do not completely cover the supraorbital process of the frontal as in other Ziphiidae, and in the Squalodontidae. In fact, in the holotype, the lateral border of the maxilla of *Squaloziphius* is not easy to define as it seems to have been broken or abraded in the supra-orbital region. The limits of the bone are not very clear in the preorbital region and its relations with the jugal are not certain. In the specimen, as preserved, the dorsal part of the jugal appears as a thin comma-like blade inserted between the preorbital process of the maxilla and frontal. However, as the maxilla almost reaches the lateral side of the frontal, it is possible that, in its original morphology, it covered the jugal as it does in other Ziphiidae and in the Squalodontidae.

The jugal was not fused to the lacrymal like in other Ziphiidae and in the Squalodontidae. The suture of the lacrymal with the frontal is difficult to observe, these bones apparently being partially fused. The lacrymal shows a medial apophysis which articulates with the maxilla at the base of the rostrum ; consequently, the posterior lateral edge of the latter is comprised of the jugal on for 10 to 15 mm. The same pattern is found in the Squalodontidae, while in other

Ziphiidae the entire jugal is situated lateral to the antorbital notch and no portion of the bone is included in the rostrum. Such a condition in *Squaloziphius* is typically plesiomorphic while the condition in living ziphiids represents an apomorphy, also found in the Delphinida.

The preorbital process as a whole, is rather prominent and the antorbital notch is deep as in *Berardius*. This condition is never developed to such an extent in *Mesoplodon* and *Ziphius*. Among the Squalodontidae, *Squalodon* shows a slightly marked antorbital notch, while it is deep in *Prosqualodon*.

The preorbital process in *Squaloziphius* is relatively thin dorsoventrally as in *Squalodon* and *Berardius*, but differs from that observed in *Mesoplodon* and *Ziphius*, in which it is thicker. In *Prosqualodon davidis* the preorbital process is very elevated and transversally flattened.

The postorbital process of the frontal of *Squaloziphius* is wide and stout and its lateral surface is oriented dorso-laterally. It is similar to, but smaller than that of *Prosqualodon* ; it differs from those of living Ziphiidae which are smaller, narrower and more vertical. The postorbital process of *Squalodon* is narrower than that of *Squaloziphius* and its lateral surface is oriented almost laterally.

In lateral view, the orbit of *Squaloziphius emlongi* is shorter than it is in *Mesoplodon* but is smaller in size to those of *Berardius* and *Squalodon*. The temporal fossa is much smaller than those in the Squalodontidae where it is extremely large, but it is much developed than in the Eurhinodelphidae. Compared to that of the living Ziphiidae, the orbit is approximately as high (proportionally) as in *Mesoplodon* and *Berardius* but it is longer.

The lambdoid crest is more reduced than in the Squalodontidae, but is close in its development to that of the Ziphiidae. This feature is obviously related to the lesser extension of the temporal fossa compared to that of the Squalodontidae.

The zygomatic process of the squamosal is large and stout with a rounded postglenoid process. In this respect *Squaloziphius* is markedly different from the other ziphiids which have a proportionally small zygomatic process of the squamosal. It is slightly larger in *Berardius* and *Tasmacetus* than in other living Ziphiidae, but never reaches the length observed in *Squaloziphius*. The postglenoid process, although more developed in the two former genera, remains much smaller than in *Squaloziphius*. When compared to the large and long zygomatic process of the Squalodontidae, that of *Squaloziphius* is larger and stouter and the postglenoid process is much more developed. In ventral view, the process is even more striking and clearly differs from that of the Squalodontidae wich is much narrower. Among living Ziphiidae it is closer in this respect to that of *Berardius* than to that of other genera. By its length and robustness, the zygomatic process of *Squaloziphius emlongi* is closer to that of *Prosqualodon* than to that of any other Squalodontidae or Ziphiidae. This extreme development of the zygomatic and postglenoid processes of the squamosal is regarded here as an autapomorphy of *Squaloziphius emlongi*.

The sternomastoid fossa is deep and elongated. It is very similar to that of the Squalodontidae in this respect and differs from that of the Ziphiidae, which is very shallow but longer and wider.

In ventral view, the main characteristic of the skull is the morphology of the pterygoid which demonstrates an extension of the pterygoid sinuses which approaches that of the living Ziphiids. The hamular process of each pterygoid is partially preserved, the apex differing from that of the living ziphiids by being a long and narrow apophysis which is not invaded by the hamular lobe of the pterygoid sinus. In this respect, it approaches the condition in *Ninoziphius*

and Squalodontidae and strongly resembles that of *Agorophius* (see USNM 256517) which has a long and narrow apex of the hamular process. It differs from that of the living Ziphiidae which is very wide and hollowed out by the pterygoid sinus. The condition in *Squaloziphius*, also found in the Squalodontidae and Agorophiidae, is regarded here as a primitive feature which denotes a lesser development of the pterygoid sinus. The ventral lamina of the pterygoid hamulus has been partially broken during fossilization but it was probably well developed in *Squaloziphius* (fig. 4) ; the lateral lamina of the hamular process of the pterygoid was present but reduced as in all the other Physeterida (= Physeteridae + Ziphiidae) and like in the Squalodontidae, although, more similar to the latter than to the former. The ventral laminae of the hamular process in living Ziphiidae form a wide, parallel sided valley with a V-shaped transverse section. This valley is long and generally covers approximately a quarter of the length of the skull. This condition is present, but it less marked in the fossil ziphiid *Ninoziphius* where the pterygoid hamuli are about half the size of those of the living forms. In *Squaloziphius* the pterygoid hamuli are less developed but the preserved part of the ventral lamina shows a clear ventral orientation which permits a satisfactory reconstruction of the pterygoid hamuli to be made (fig. 4).

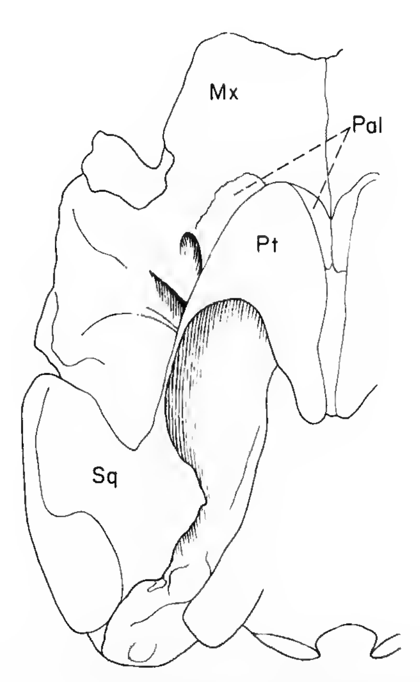


FIG. 4. — Reconstruction of the pterygoid hamulus of *Squaloziphius emlongi* in ventral view. (Abbreviation, see p. 280.)

Between the hamular processes, is a narrow wall comprised of the palatine anteriorly and of the vomer posteriorly. The apices of the hamular processes have been slightly displaced during fossilization, but it is clear that they were in contact during life. The other Ziphiidae have very long and tightly joined hamular processes and the *Squaloziphius* condition, although more primitive anticipates the highly specialized morphology found in other Ziphiidae.

The hamular fossa (Muizon, 1984) of *Squaloziphius* was not as large as that in the other Ziphiidae but, here too, the condition of *Ninoziphius* is intermediate between that of *Squaloziphius* and living Ziphiidae. The fossa for the pterygoid sinus extends backwards on the lateral side of the processus alaris of the basioccipital as far as auditory region. It passes below the optic canal and almost reaches the roof of the orbit as in the other Ziphiidae. In the Squalodontidae the dorsal region of the pterygoid sinus fossa is always located well below the orbit. The ziphiid condition indicates a strong development of the pterygoid sinus particularly in its hamular lobe. In this respect *Squaloziphius emlongi* is closer to other ziphiids than to the squalodontids. The lateral side of the alar process of the basioccipital is deeply hollowed out by a fossa which probably housed a medial lobe of the pterygoid sinus ; if correctly identified this lobe is a derived character which is absent in the other ziphiids and probably represents an autapomorphy of *Squaloziphius*.

Anterior to the pterygoid bones, the palatines are expanded widely in the posterior region of the palate ; they are much longer than in the other ziphiids. The maxillo-palatine suture forms a regular parabola opening posteriorly and whose branches run obliquely from the median suture to the anterior edge of the ventral opening of the infraorbital foramen. It differs from that of the other Ziphiidae in which it forms a W-shaped margin opening posteriorly and which is much shorter. The condition in *Squaloziphius* is the consequence of a less marked forward development of the pterygoid hamuli which tend to cover the palatines anteriorly. This forward extension of the pterygoid hamuli is a synapomorphy of the Ziphiidae related to the increase in size of the pterygoid sinus, which is mainly charaeterised by the development of the hamular lobe. The posterior part of the lateral lamina which, in the Squalodontidae, joins the falciform process of the squamosal (*sensu* Fraser and Purves, 1960) to the hamular process of the pterygoid, has disappeared in *Squaloziphius*. As I expressed elsewhere (Muizon, 1984 : 37-39), the odontocetes have a general tendancy to reduce and to eliminate the posterior part of the lateral lamina of the pterygoid. However, in *Squaloziphius* the fossa for the pterygoid sinus which is deeper than in the other ziphiids, favours the presence of a lateral lamina of the pterygoid hamulus which would have maintained the sinus in its fossa ; in the living Ziphiidae the shallower fossa corresponds to a larger sinus which tend to extend beyond its bony limits. The development of the hamular processes in the ziphiids is probably partially related to the increase in size of the bony nares which are approximately twice as large in *Mesoplodon* than they are in *Squaloziphius*, in a skull which is only slightly larger.

The condition of the pterygoid hamulus and pterygoid sinus fossa of *Squaloziphius emlongi* is intermediate between those of the Squalodontidae and living Ziphiidae. However, the enlargment of the hamular fossa and the hamular process, the widening of the post-hamular part of the sinus and its elevation to the roof of the orbit, the morphology of the ventral lamina of the hamular process and the loss of the posterior part of the lateral lamina, are typically ziphiid and can be regarded as synapomorphies of the Ziphiidae. The similarities which exist between the sinuses of *Squaloziphius* and the Squalodontidae are symplesiomorphies without phylogenetic value. Nevertheless, they indicate, as I stated elsewhere, that ziphiids must have a squalodont-like ancestor and that, considering the platanistoid affinities of some Squalodontidae (*sensu* Simpson, 1945), this family could be polyphyletic as it is defined only on the basis of symplesiomorphies.

The auditory region of the holotype of *S. emlongi* is not preserved ; however, some

remarks can be made concerning the attachment of the tympanic to the squamosal. In the living Ziphiidae and Physeteroidea (Physeteridae + Kogiidae) the posterior process of the tympanic is strongly enlarged and is made of fibrous and squamous bone ; it is firmly articulated with the anterior face of the paroccipital process in such a way that it is often difficult to remove the tympanic of a skull without breaking its posterior process. In the Archeoceti as well as in the Agorophiidae, the posterior process of the tympanic and periotic are both articulated to the anterior face of the paroccipital process, and, as in most land mammals, appear outside of the skull. The posterior process of the periotic is the pars mastoidea of the periotic and the posterior process of the tympanic is the enlarged posterior wall of the external auditory meatus (Muizon, 1984). In *Agorophius* moreover, both processes are often fused to the squamosal. The ziphiid condition of the posterior process of the tympanic is therefore primitive because it is still articulated with the exoccipital and the squamosal, and still constitutes most of the posterior wall of the external auditory meatus. However, ziphiids are specialized in the enlargment of the posterior process of the tympanic which is probably partially achieved by fusion with some elements of the squamosal ; the Ziphiidae are also specialized in the reduction of the posterior process of the periotic, which is completely hidden by the tympanic and does not appear outside of the skull. In all the odontocetes, except Agorophiidae, Patriocetidae and Physeterida the posterior process of the tympanic is reduced and is not exposed on the lateral surface of the skull. Hence, the squalodont morphology would be more specialized than that of the ziphiids.

In fossil ziphiids, the posterior process of the tympanic is smaller than in the recent forms and in *Ninoziphius platyrostris* it is fused to the squamosal. It corresponds in fact to a postero-ventral extension of the sternomastoid fossa and it is most likely that part of this muscle was inserted in it. In *Squaloziphius*, it is difficult to determinate whether the posterior process of the tympanic has been removed with the tympanic during fossilization or whether it is still attached and fused to the squamosal. The former seems more probable, and considering the narrowness of the space between the paroccipital process and the post glenoid process, the tympanic process must have been fairly small, possibly close in size to that in *Agorophius* ; it was, in any case, smaller than that in *Ninoziphius*.

The paroccipital process of the exoccipital is rather stout as it is in the ziphiids generally ; it resembles in this respect that of *Prosqualodon* but differs from that of *Squalodon*.

The basioccipital is extremely large and wide. The processus alaris forms a much more open angle than it does in the Squalodontidae or any other odontocete excepting the Physeterida. In fact, this feature can be regarded as a synapomorphy of the Physeterida (Physeteroidea + Ziphiidae). The occipital condyles are more salient and more convex than in the living ziphiids a condition commonly found in fossil odontocetes.

The occipital view of the skull of *S. emlongi* is low in comparison with that of other ziphiids and obviously resembles to that of the Squalodontidae. As observed in this family : 1) the temporal fossa and the lambdae are located on the skull higher than in the living Ziphiidae ; 2) the occipital crest is much less concave ; 3) the paroccipital process of the exoccipital is wide, flat and laterally expanded (it is smaller, more convex and ventro-laterally oriented in the living Ziphiidae ; 4) and the supraoccipital is flat while it is very convex in the Ziphiidae. However, in spite of these squalodontid-like features the characteristic ziphiid elevation of the vertex is very obvious in occipital view of the skull of *Squaloziphius emlongi*.

The lamboid crests are much lower than in *Squalodon* and the supraoccipital is therefore

much less concave, and more closely resembles that in *Prosqualodon*. The supraoccipital of *Squaloziphius* is not as anteriorly inclined as it is in the Squalodontidae, and being more vertical, it is more similar to that of the other ziphiids. However, like *Squalodon*, it does not have any sagittal crest. In posterior view of the vertex of *Squaloziphius*, the nasals appear to be in a characteristic position, on the top of the skull, as in *Berardius*.

Measurements (in mm) of the skull of the holotype of *Squaloziphius emlongi* (USNM 181528)

Bizygomatic length	296
Rostrum width at base	165
Bicondylian width	108
Minimum width between lamboidal crests	165

B — Discussion

1. Relationships of *Squaloziphius emlongi*

Squaloziphius emlongi is a member of the family Ziphiidae because of the following character states :

1) presence of an elevated synvertex on which the premaxillae show a transverse premaxillary crest at their posterior extremity and where the medial edge of the maxillae and the lateral edge of the premaxillae overhang the maxillae laterally ;
2) presence of a strong development of the hamular lobe of the pterygoid sinus and a consequent enlargment of the hamular process of the pterygoid.

These two characters are derived features observed in all Ziphiidae and should be regarded as synapomorphies of the family. The Ziphiidae are also defined by an important reduction of the teeth except for some apical or subapical teeth on the dentary which show an important enlargment. However the latter feature has not been observed on *Squaloziphius emlongi* in which the only known specimen has lost its rostrum.

As a ziphiid, *Squaloziphius emlongi* belongs to the infraorder Physeterida (Physeteroidea + Ziphiidae), a group defined by the following synapomorphies :

1) the loss of the posterior part of the lateral lamina of the pterygoid ;
2) the increase in size of the pterygoid sinus which reaches the level of the roof of the orbit ;
3) the increase in size of the basioccipital basin in which the ventral crest of the processus alaris forms an angle which is much more open than in the other odontocetes ;
4) the development of a large posterior process of the tympanic (not observed in *Squaloziphius emlongi*) ;
5) the extreme reduction of the tuberculum of the malleus which is reduced to such an extent that almost all that remains is the articular head (not observed in *S. emlongi*).

The first three synapomorphies are present in *Squaloziphius*. The fourth synapomorphy was probably present but the loss of the tympanic and the fact that is posterior process is

commonly fused to the squamosal, prevents us knowing the condition of this feature in *Squaloziphius*. However, considering the presence of the other synapomorphies relating *Squaloziphius emlongi* to the Physeterida and to the Ziphiidae, it is probable that it occurred in that species. Since the malleus of *S. emlongi* is unknown, nothing can be said about the fifth synapomorphy.

In other respects, several features of *Squaloziphius emlongi* are also found in primitive families such as Squalodontidae and Agorophiidae and constitute symplesiomorphies.

S. emlongi resembles the Squalodontidae in :

— the deep sternomastoid fossa ;
— the zygomatic process of the squamosal and the temporal fossa longer than in the Ziphiidae ;
— the occipital shield almost flat while it is always markedly convex in the Ziphiidae ;
— the paroccipital process of the exoccipital, flat, large and oriented laterally rather than ventrally in occipital view ;
— the higher temporal fossa and lambda ;
— the occipital crest much less curved than in the other Ziphiidae.

S. emlongi resembles the Agorophiidae in :

— the long finger-like apices of the hamular processes of the pterygoid ;
— the long palatine bones which do not have a W-shaped suture with the maxillae.

Moreover, *Squaloziphius emlongi* shows a lesser degree of development of some typical ziphiid characters : the lesser development of the hamular lobes of the pterygoid sinuses ; the pterygoid hamuli not totally invaded by the pterygoid sinuses ; the smaller synvertex ; the lower cranial vault.

The features that *Squaloziphius* shares with the Squalodontidae and the Agorophiidae are regarded here as symplesiomorphies, and, together with the slightly developed ziphiid features cited above, they prompt us to consider that *S. emlongi* is a primitive member of the family Ziphiidae. This genus is here regarded as the sister-group of all the other Ziphiidae. The main autapomorphy of *Squaloziphius emlongi* is the great enlargment of the zygomatic process of the squamosal which is probably related to the enormous size of the post-glenoid process (this feature is also found in the Platanistidae (*Platanista* and *Pomatodelphis*).

2. **Relationships within the family Ziphiidae** (fig. 5)

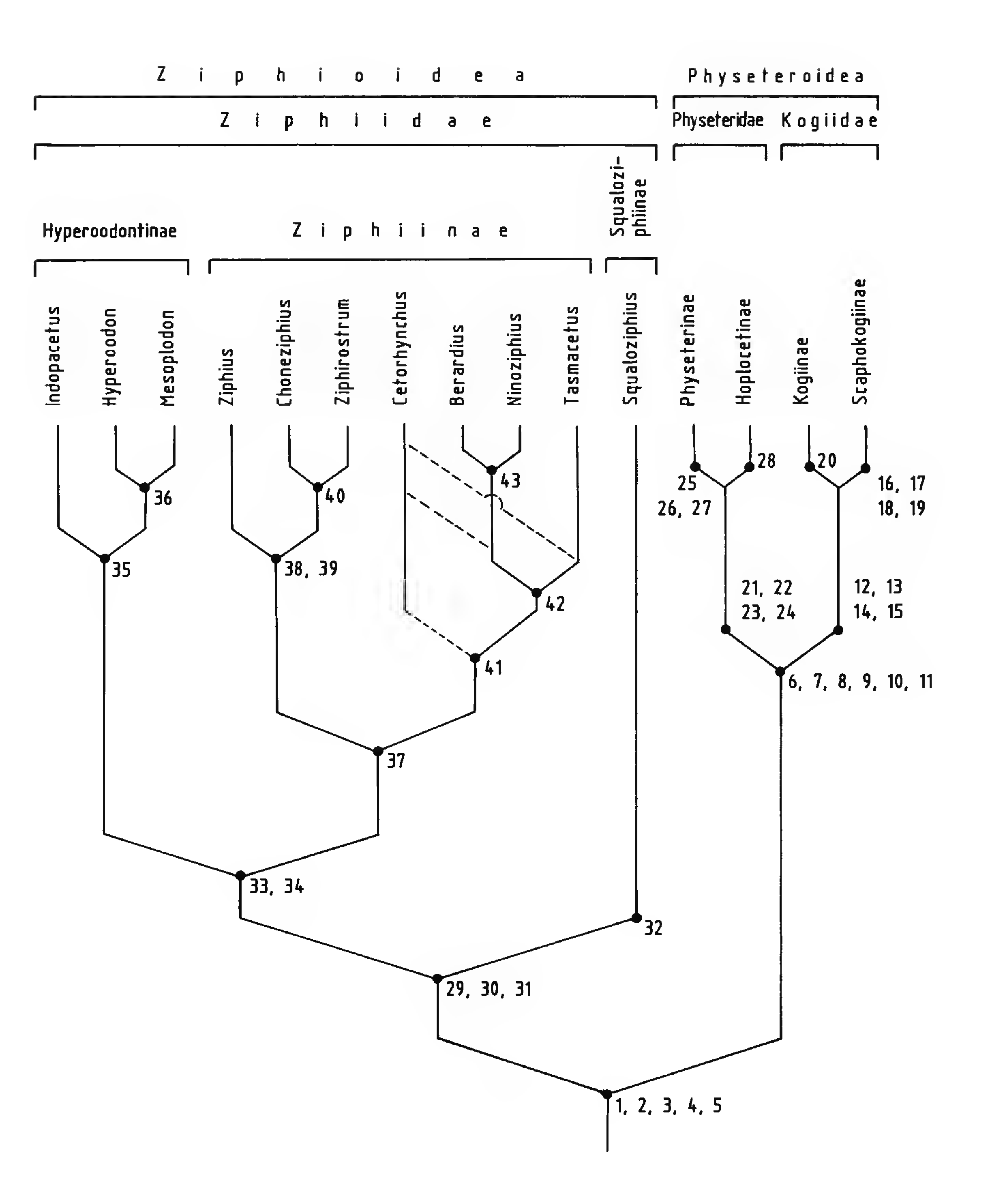
As discussed above, the Ziphiidae are divided into two monophyletic groups, *Squaloziphius* on the one hand, and all the other Ziphiidae on the other. This latter group is essentially defined by the apomorphic thickening of the nasal bones which do not overhang the narial fossae as they do in *Squaloziphius emlongi*, and by the widening and elevation of the synvertex. This group can be divided into two subfamilies : the Hyperoodontinae (Gray, 1866) and the Ziphiinae (Gray, 1850) (fig. 5). The taxon Hyperoodontinae as used here, differs from the Hyperoodontini as defined by Moore (1968) ; according to this author it includes the genera *Hyperoodon*, *Indopacetus*, *Mesoplodon* and *Tasmacetus*. In this paper the latter genus is

included in the Ziphiinae a subfamily which also includes the recent genera *Berardius* and *Ziphius*.

The subfamily Hyperoodontinae (Gray, 1866) is defined by a strong transverse enlargement of the premaxillary crests, the one on the right being always larger than the one on the left. The subfamily Hyperoodontinae includes the following living genera : *Hyperoodon, Mesoplodon* and *Indopacetus*. Within the subfamily, the genera *Hyperoodon* and *Mesoplodon* are related, as explained above, by the excavation of the antero-medial angle of each nasal forming a wide and deep sagital valley on their antero-dorsal side. The antero-lateral angle of each nasal forms an apophysis which articulates with the premaxilla and which is morphogically incorporated in the premaxillary crest. The anteriormost point of the nasal is at the antero-dorsal angle of the premaxilla-nasal suture.

Fig. 5. — Phylogenetic relationships of the Physeterida (= Ziphiidae + Physeteroidea).

1. Loss of the posterior part of the lateral lamina of the pterygoid. **2.** Increase in size of the pterygoid sinus, the dorsal border of which reaches the roof of the orbit and temporal fossa. **3.** Increase in size of the basioccipital basin in which the processus alaris forms a much more open angle than in any other odontocetes. **4.** Development of a large posterior process of the tympanic, possibly by assimilation of some elements of the squamosal in the region posterior to the external auditory meatus. **5.** Extreme reduction of the tuberculum of the malleus which is almost reduced to its articular head. **6.** Presence of scaphidiomorphy, which develops a wide supracranial basin. **7.** Asymmetry much more developed than in any other cetaceans. **8.** Development of a spermaceti organ. **9.** Fusion of lacrymal and jugal. **10.** Great reduction and loss of the epitubarian fossa on the anterior process of the periotic. **11.** Involucrum bent dorsally in its medial part and greatly thickened in its anterior extremity. **12.** Antorbital notch transformed into a very narrow slit. **13.** Loss of the nasal bones. **14.** Maxillae, premaxillae and vomer, all reach the apex of the rostrum which is not formed by the premaxillae only as in the Physeteridae. **15.** Posterior extension of the posterior process of the periotic which is parallel to the general plane of the bone and not ventrally oriented. **16.** Migration to the left side of the supracranial basin, of the facial crest which becomes independent of the right premaxilla in its posterior extremity (see Muizon, 1988*b*). **17.** Posterior development of the supracranial basin which pushes the occipital crest posteriorly (see Muizon, 1988*b*). This is a possible consequence of the anterior closure of the supracranial basin. **18.** Great development of the height of the rostrum and presence of two marked steps at the anterior border of the supracranial basin (see Muizon, 1988*b*). **19.** Strong transverse compression of the skull at the level of the preorbital processes. **20.** Antorbital notch penetrating the supracranial basin while it is always external in Physeteridae and located on the occipital crest in Scaphokogiinae. **21.** Disappearance of the facial crest which is completely squeezed out by the development of the spermaceti organ and air sacs. **22.** Marked enlargment of the posterior extremity of the right premaxilla which widens transversally and passes to the left side of the skull. This feature is less developed in *Physeter*, in which the condition is probably due to partial reversal as a consequence of the extreme increase of the size of the spermaceti organ. **23.** Great reduction and loss of the postero-dorsal process of the jugo-lacrymal. **24.** Enlargement of the posterior process of the periotic, which almost forms a right angle with the anterior process. **25.** Loss of dental enamel. **26.** Posterior part of the skull is semi-circular in ventral view. **27.** Tendancy to reduce the size of the upper teeth. **28.** The Hopolocetinae may represent a non-monophyletic group as they are essentially defined by plesiomorphic features (teeth with enamel, angular posterior outline of the skull). **29.** Development of an elevated synvertex (*sensu* Moore, 1968) on which the premaxillae present a transverse premaxillary crest at their posterior extremities and where the premaxillae overhang the maxillae laterally. **30** Presence of a strong development of the hamular lobe of the pterygoid sinus and a consequent increase in the size of the hamular process of the pterygoid. **31** Enlargement of one to three pairs of apical (or subapical) teeth of the mandibular symphysis, while the other teeth tend to be reduced. **32.** Strong development of the zygomatic process of the squamosal and enormous size of the post glenoid process. **33.** Thickening of the nasal bones which become very nodose and do not overhang the narial fossae as in *Squaloziphius*. **34.** Widening and elevation of the synvertex. **35.** Important transverse enlargement of the premaxilary crests. **36.** Antero-dorsal angle of the nasals excavated by a wide valley and antero-lateral angle of each nasal incorporated in the premaxillary crest. **37.** Important development of the size of nasal bones the apex of which is always anterior to the nasal crest. **38.** Development of a deep prenarial basin, formed by the premaxillae and which is posterior to the base of the rostrum and anterior to the nares. **39.** Long obliquely oriented premaxillary crests. **40** Rostral gutter transformed into a rostral groove by fusion of the dorso-medial lips of the premaxillae. **41.** Nasal bone wide and roughly triangular in dorsal view. **42.** The mandibular symphysis is roughly parallel sided, and has a subsemi-circular section and the apex of which is wide and round to quadrate. **43.** Development of a cochlear spine to the periotic.


Z i p h i o i d e a
Physeteroidea
Z i p h i i d a e
Physeteridae
Kogiidae
Hyperoodontinae
Z i p h i i n a e
Squalozi-phiinae
Indopacetus
Hyperoodon
Mesoplodon
Ziphius
Choneziphius
Ziphirostrum
Cetorhynchus
Berardius
Ninoziphius
Tasmacetus
Squaloziphius
Physeterinae
Hoplocetinae
Kogiinae
Scaphokogiinae
36
40
43
28
20
25
26, 27
16, 17
18, 19
35
38, 39
42
21, 22
23, 24
12, 13
14, 15
41
6, 7, 8, 9, 10, 11
37
33, 34
32
29, 30, 31
1, 2, 3, 4, 5

The Ziphiinae include the following living genera : *Ziphius*, *Berardius*, and *Tasmacetus* and the fossil forms *Choneziphius*, *Ziphirostrum*, *Ninoziphius* and possibly *Cetorhynchus*. The subfamily is defined by a strong increase in size of the nasal bones whose inflated anterior edge is always anterior of the antero-dorsal border of the premaxillae (fig. 6). The tribe Ziphiini

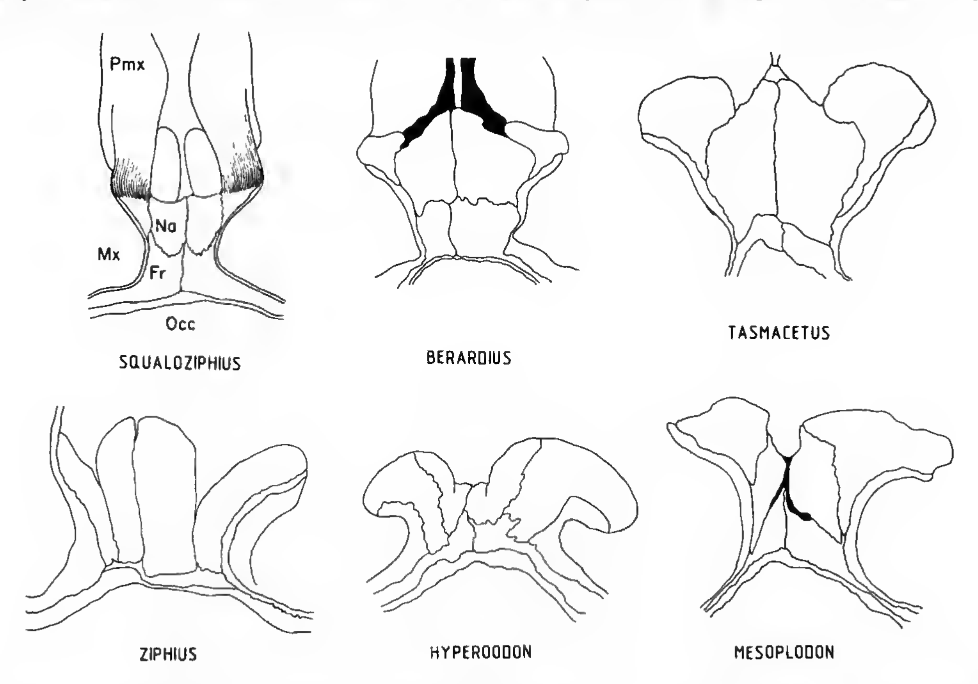


FIG. 6. — Dorsal view of the vertex in some Ziphiidae (not drawn to scale). (Abbreviations see p. 280).

includes the genera *Ziphius*, *Choneziphius* and *Ziphirostrum* which share the same apomorphic development of a deep premaxillary prenarial basin and long obliquely oriented premaxillary crests. *Choneziphius* and *Ziphirostrum* from the Miocene of Belgium are related by the transformation of the rostral gutter into a canal by fusion of the medial lips of the premaxillae. The tribe Berardiini (new) share the triangular morphology of the nasal bones and the mandibular symphysis which is roughly parallel sided, with a flattened and subsemi-circular section and the apex of which is wide and rounded of U-shaped in occlusal view but never tapers as in the other Ziphiidae. *Berardius* and *Ninoziphius* share the common apomorphic development of a cochlear spine on the periotic (MUIZON, 1984 : 165) ; *Cetorhynchus* Gervais, 1861, is known by an isolated mandibule and it is not possible demonstrate its belonging to the Ziphiidae and to define its position within the Berardiini, although because of the flattened morphology of its mandibular symphysis it could possibly be referred to this tribe. Consequently it is tentatively placed in the cladogram of figure 5. *Ninoziphius*, when described (MUIZON, 1983, 1984), was known only by weathered skull and its vertex was very poorly known. However, since its first description, new specimens have been discovered and show the typical vertex morphology of the Berardiini.

All other fossil ziphiid species are considered to be too poorly preserved to allow proper placement within the phylogeny proposed here.

3. **Relationships within the Physeteroidea** (fig. 5)

The superfamily Physeteroidea is the sister-group of the Ziphioidea which only include the family Ziphiidae. We do not intend to revise here the relationships of all genera within the superfamily but to give the main synapomorphies which allow the definition of families and subfamilies.

The Physeteroidea are defined by six synapomorphies. The most important is the peculiar development of a large supra-cranial basin which houses the greatly enlarged air sacs and the spermaceti organ. This condition, called scaphidiomorphy (from the greek *scaphos* = hollow), was defined by ABEL (1905). This morphology is unique to the odontocetes and has been carefully studied by various authors (DANOIS, 1910 ; KERNAN and SCHULTZE, 1918 ; RAVEN and GREGORY, 1933 ; SCHENKKAN and PURVES, 1973 ; HEYNING, 1989) who mainly dissected soft organs such as the air sacs and the spermeceti organ. The development of a spermaceti organ which is perhaps related to the scaphidiomorphy, is another synapomorphy of the Physeteroidea (HEYNING, 1989). The spermaceti organ is a sac which contains a substance which has been considered by some authors to have a role to play concerning buoyancy control in the spermwhale (CLARKE, 1976). This organ is regarded by some authors as homologous to the melon of other odontocetes (CLARKE, 1976) although in these forms it is much less developed. The other synapomorphies of the Physeteroidea are indicated in figure 5.

The Physeteroidea are subdivided into Physeteridae and Kogiidae. The Kogiidae, or pygmy sperm whales, are known by one living genus (*Kogia*) and two fossils (*Praekogia* and *Scaphokogia*). They are defined by four synapomorphies :

1) the loss of the nasals ;
2) the transversal compression of the antorbital notch ;
3) the posterior extension of the posterior process of the periotic, which is parallel to the general plane of the bone ;
4) the apex of the rostrum comprised of maxillae, premaxillae and vomer, while in the Physeteridae, the apex is made up of the premaxillae only.

The Kogiinae include the genera *Kogia* and *Praekogia*, whereas the Scaphokogiinae, a subfamily named elsewhere (MUIZON, 1988*b*) is known by the only fossil genus *Scaphokogia*. The characters of these two subfamilies are defined in the captions of figure 5, and elsewhere (MUIZON, 1988*b*).

The Physeteridae can be divided into two subfamilies : the Physeterinae and the Hoplocetinae. These taxa are defined by the synapomorphies depicted in figure 5. The subfamily Physeterinae is regarded as a monophyletic group based on three synapomorphies. It includes three genera *Orycterocetus*, *Physeter*, *Physeterula*, and possibly *Idiophyseter* ; all other taxa referred to this family by SIMPSON (1945) are too poorly preserved to be included in this phylogeny. The taxon Hoplocetinae has been conservatively used here to include all the primitive Physeteridae which have well developed upper and lower teeth with enameled crowns and which show an angular outline of the posterior part of the skull in ventral view. These features being symplesiomorphies this taxon may well be non monophyletic and a detailed study should be undertaken to settle this point. Consequently, this group should perhaps be

regarded so far as a grade and not as a taxon. The Hoplocetinae include the following genera : *Aulophyseter* Kellogg, 1927 ; *Preaulophyseter* Caviglia and Jorge, 1980 ; *Idiorophus* Kellogg, 1925 (= *Apenophyseter* Cabrera, 1926) ; *Diaphorocetus* Ameghino, 1892 ; *Scaldicetus* Du Bus, 1867.

II — RELATIONSHIPS OF THE SQUALODONTIDAE WITH THE PHYSETERIDA AND THE EURHINODELPHOIDEA

The Ziphiidae have above been shown to be the sister-group of the Physeteroidea, this hypothesis being based upon five synapomorphies. It is now necessary to analyse the relationships of the Physeterida (Physeteroidea + Ziphiidae) with other groups of fossil cetaceans such as the Squalodontidae and the Eurhinodelphidae (see MUIZON, 1987). Comparison with the Squalodontidae will include the revision of the type specimen of *Squalodon bariensis* described by JOURDAN (1861) and LORTET (1887) and the referred specimens studied by PAQUIER (1894).

The first physeterid radiation has been recorded in the Early and Middle Miocene of Patagonia (MORENO, 1892 ; LYDEKKER, 1894 ; CABRERA, 1926 ; CAVIGILIA and JORGE, 1980), North America (KELLOGG, 1927, 1931) and Europe (DAL PIAZ, 1977 ; BRANDT, 1873 ; PROBST, 1886 ; DEPERET, 1887). Apparently, the Argentinian forms are geologically the oldest. They are represented by fairly well preserved skulls of *Diaphorocetus poucheti* and *Idiorophus patagonicus*. They already show the typical specialized character of the Physeteridae, the deep excavation of the dorsal face of the cerebral skull, known as scaphidiomorphy. However, BARNES (1985) has stated that *Ferecetotherium kelloggi* Mchedlidze, 1980, is a very primitive Physeteridae ; considering MCHEDLIDZE (1984) illustrations, this interpretation seems reasonable and therefore, the oldest known Physeteridae should be late Oligocene in age. The first known Ziphiidae is *Squaloziphius emlongi* from the late Early Miocene of Washington (USA). Although primitive, this form already exhibits the typical ziphiid synapomorphies of the vertex and pterygoid outlined above.

These earliest known occurrences of Physeteridae and Ziphiidae in Late Oligocene and Early Miocene strata indicate that the infra-order Physeterida must have appeared earlier, during the Oligocene.

The Squalodontidae and the Eurhinodelphidae have often been related to the ancestry of the Ziphiidae and Physeteridae (ABEL, 1901, 1914 ; DAL PIAZ, 1977). The first known squalodontids are from the late Oligocene of Eurasia, Australia and New Zealand but most of the described species lived during Miocene. The Eurhinodelphidae are known since the Early Miocene of Argentina (LYDEKKER, 1894 ; DAL PIAZ, 1977). This family is probably as ancient as the Late Oligocene as *Iniopsis caucasica* (Lydekker, 1892) from the Caucasus mountains is probably an Eurhinodelphidae (a suggestion also made by BARNES, 1985). Consequently, the four families lived approximately at the same period and the ancestry of the Ziphiidae and Physeteridae cannot be found in the Miocene representatives of the Squalodontidae and Eurhinodelphidae. The four families may however have some close phylogenetic relationships which are investigated here. The following section will describe some features of the skull of

Squalodon bariensis (= *S. zitteli*) and will analyse the relationships between the Planistoidea (*sensu* MUIZON, 1984 and 1985) and the Squalodontidae, between the Eurhinodelphidae and Squalodontidae, between the Eurhinodelphoidea and the Delphinida, and within the Eurhinodelphoidea.

A — RELATIONSHIPS OF THE SQUALODONTIDAE

The family Squalodontidae, known in rocks as old as the Late Oligocene, represents a potential group for ancestry of the Ziphiidae and the Physeterida which may have their origin in an early squalodont stock (Late Oligocene or Early Miocene). However, in other analyses of cetecean phylogeny (MUIZON, 1984 and 1987) the Squalodontidae has been classified within the Planistoidea on the basis of two synapomorphies of the scapula : the loss of the coracoid process and the anterior position of the acromion which supresses the supraspinatus fossa. Nevertheless, MCHEDLIDZE (1976) mentioned that *Sulakocetus*, an Oligocene squalodontid from the Caucasus, has an enlarged coracoid process like most of the other odontocetes. In fact, until now, the family Squalodontidae (*sensu* SIMPSON, 1945) has not been defined by synapomorphies and could very well be a polyphyletic group.

REDESCRIPTION OF THE TYPE SPECIMEN OF *Squalodon bariensis*

The type specimen of *Squalodon bariensis* Jourdan, 1861 (MNHL Dr15) has been further prepared by acid etching which allows the observation of an almost intact squalodont basicranium in which the pterygoid bone and auditory region are perfectly preserved (fig. 7 and 8). The specimen described and figured by PAQUIER (1894) (MHNGR 5000) has also been further prepared and shows well preserved pterygoid hamuli (fig. 7). I do not intend to redescribe these specimens totally but I want to call attention to some poorly known anatomical regions of the skull of *Squalodon* which I regard as critical for phylogeny ; they are the pterygoido-palatine region and the auditory region.

The pterygoid bones of *Squalodon bariensis* show a condition which has been regarded as primitive for the odontocetes (MUIZON, 1984) i.e. the lateral lamina of the pterygoid is in continuity with the falciform process of the squamosal. However, the part of the lateral lamina which corresponds to the pterygoid hamulus is reduced and does not completely involve the hamular lobe of the pterygoid sinus.

The pterygoid hamuli of *Squalodon bariensis* are not enlarged and their apices are close together as in the Ziphiidae, although in this family they are notably enlarged. In *Prosqualodon davidis*, the pterygoid hamuli are also smaller than in the Ziphiidae, but that species is more specialized than *S. bariensis* in having separated apices.

The posterior part of the lateral lamina of the pterygoid of *Squalodon bariensis* is continuous and articulate with the falciform process of the squamosal but shows wide

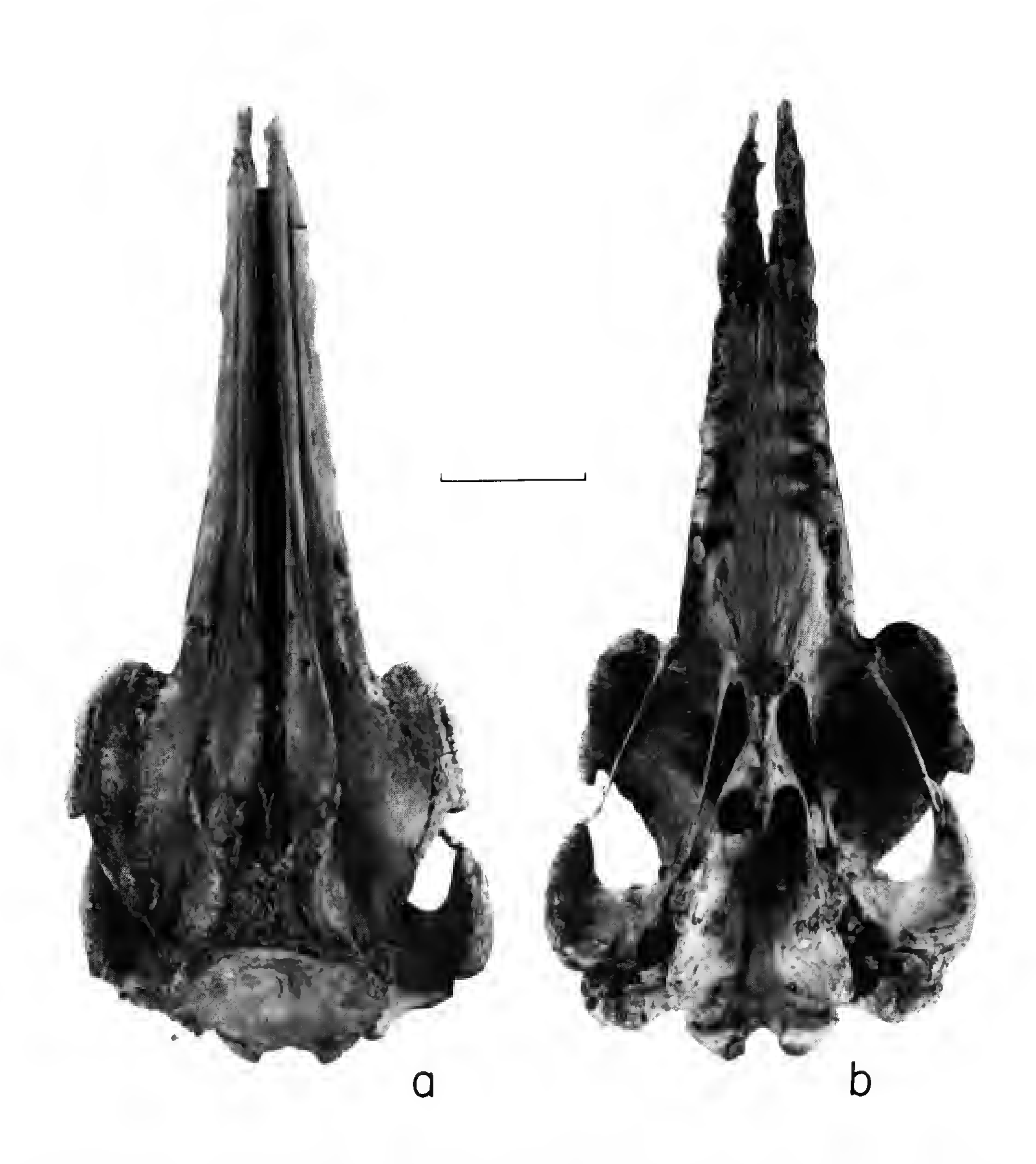


Fig. 7. — *Squalodon bariensis* (Jourdan, 1861). Holotype (MHNL Dr15). a, skull in dorsal view ; b, skull in ventral view. Bari Department of Drôme, France ; calcareous molass of the Burdigalian (Early Miocene). (Scale = 10 cm.)

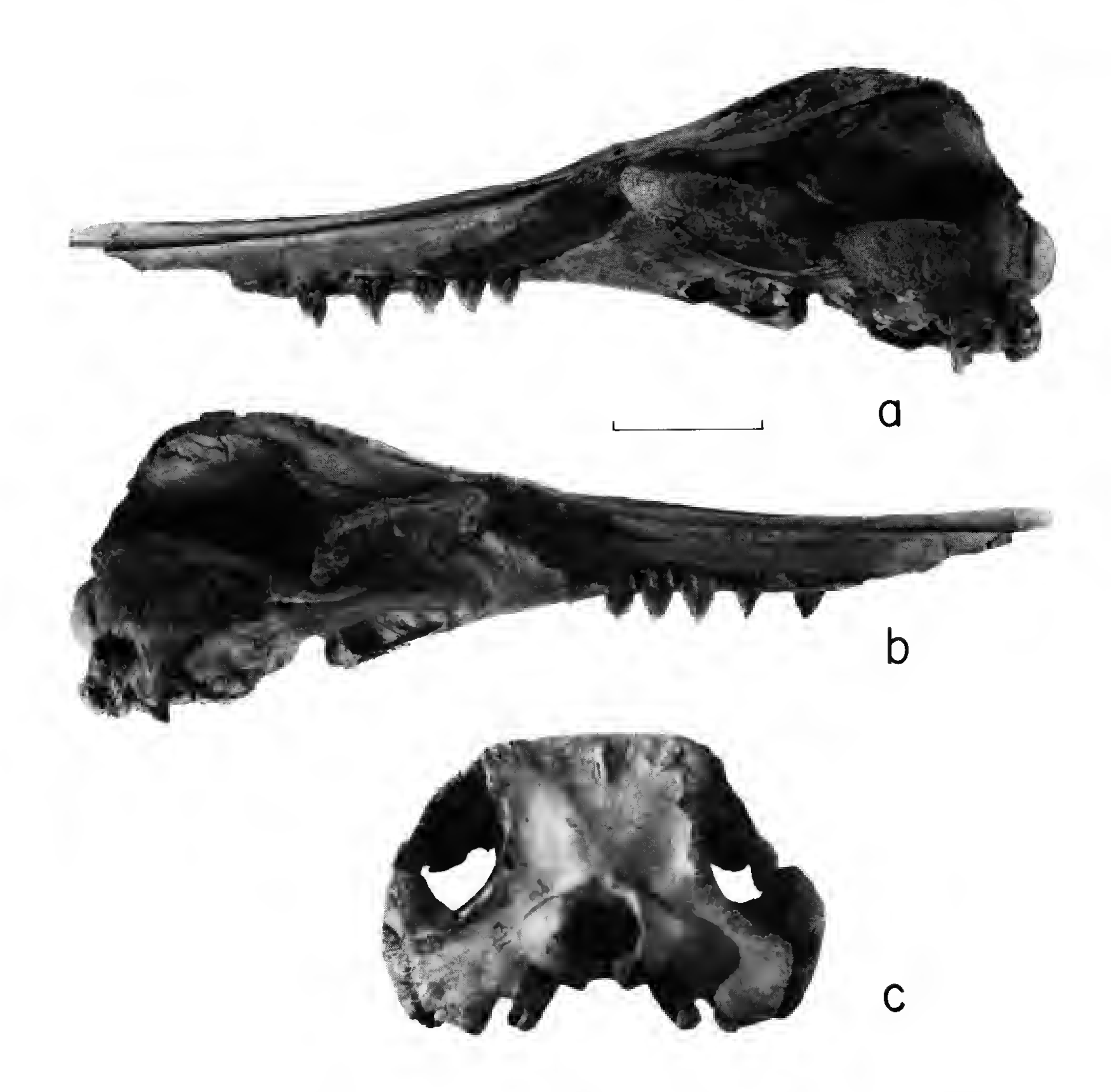


Fig. 8. — *Squalodon bariensis* (Jourdan, 1861). Holotype (MNHL Dr15). a-b, skull in lateral view ; c, skull in occipital view. Bari, Department of Drôme, France ; calcareous molass of the Burdigalian (Early Miocene). (Scale = 10 cm.)

lacunae. The reduction of the lateral lamina of the pterygoid is a derived feature and, in this respect, *Squalodon* is more specialized than the Platanistidae, Squalodontidae and Eurhinodelphoidea. The *Squalodon* condition seems to be present in *Eosqualodon langewischei* and *Kelloggia barbara* (emendation of *Kelloggia barbarus* Mchedlidze, 1976 ; ASLANOVA and MCHEDLIDZE, 1968, is a manuscript and consequently not a valid document to name a new taxon), but was most probably absent in *Prosqualodon* (nothing can be said concerning *Phoberodon* whose pterygoid is poorly preserved on both known specimens of this genus). According to what can be seen in *P. davidis*, this genus have fairly well developped lateral laminae of the pterygoid hamuli as in the primitive Ziphiidae *Squaloziphius*. The same can be observed on some undescribed specimens of *Agorophius* in the US National Museum, Washington DC (USA) (USNM 256517). Inside the hamular fossa of *S. bariensis*, the medial lamina of the pterygoid seems to have disappeared, which would indicate an even more advanced reduction of the pterygoid than in the Ziphiidae which always have a medial lamina of the pterygoid in the hamular process (this medial lamina may sometimes be fenestrated). Consequently, the reduced lateral laminae of the hamular processes of *Squalodon*, *Kelloggia*, and *Eosqualodon* are more specialized than those observed in *Prosqualodon* and in the first ziphiids (*Squaloziphius*). Because of the reduction of the medial lamina of its pterygoid hamulus *Squalodon* is even more specialized than the living Ziphiidae. Consequently, the three squalodontid genera mentioned above cannot be ancestral to the Ziphiidae, a statement enlarged to the four genera which are included here in the family Squalodontidae.

Ventrally, the palatine bones of *Squalodon bariensis* have a W-shaped suture with the maxillae which is specially clear on PAQUIER's specimen preserved in the Muséum d'Histoire naturelle de Grenoble (France) (fig. 9). Laterally, the palatine extends posteriorly as far as the posterior border of the bony nares. In the type specimen of *S. bariensis* (an individual older than the Grenoble specimen which is a young adult), the palatine is overlapped for

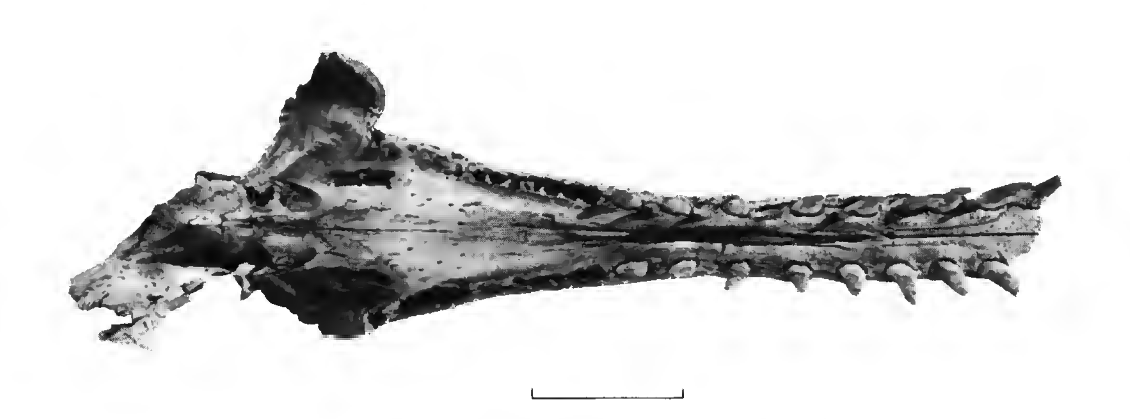


FIG. 9. — *Squalodon bariensis* (Jourdan, 1861). MHNGR 5000. Skull in ventral view. St.-Paul-Trois-Châteaux, Department of Drôme, France ; calcareous molass of the Burdigalian (Early Miocene). (Scale = 10 cm.)

approximately 5 cm by the maxilla which contacts the pterygoid ; this condition divides the external surface of the bone into a small palatine ventro-medial part and a large postero-lateral part (fig. 10). The presence of a laterally exposed palatine has been regarded as a

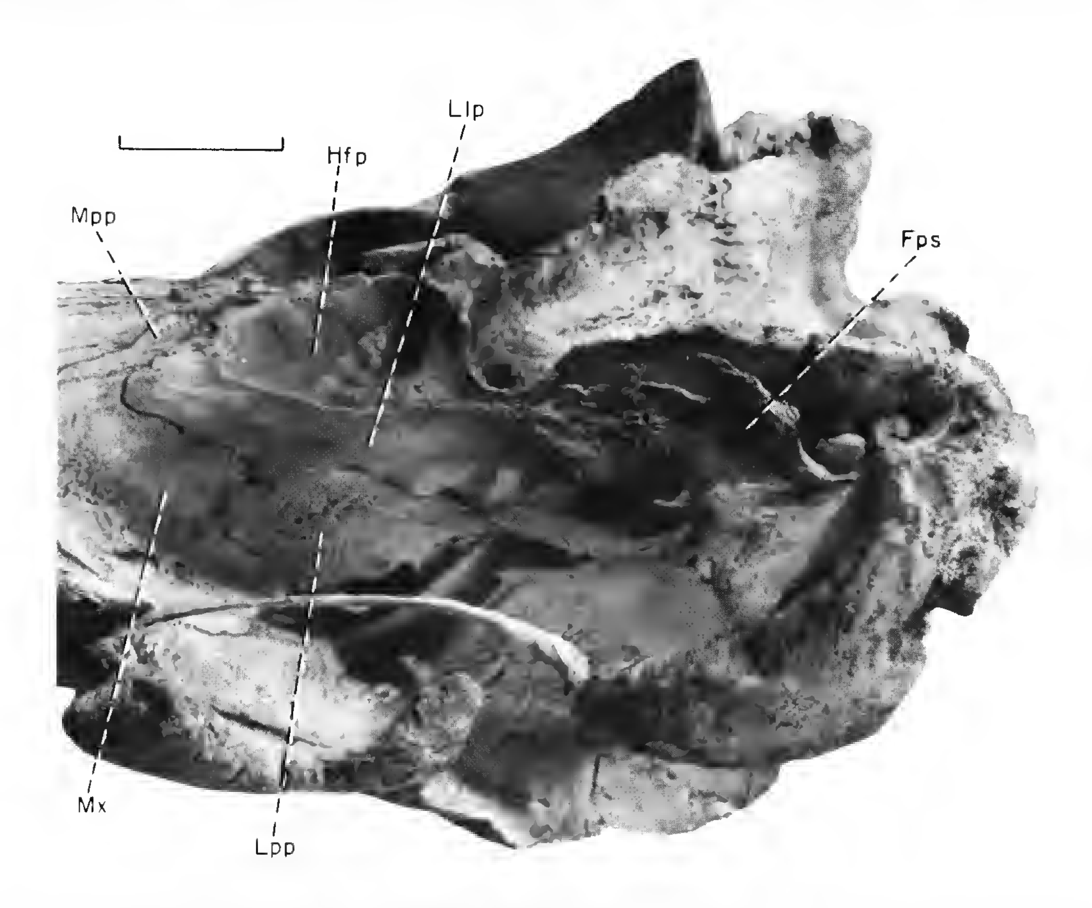


FIG. 10. — *Squalodon bariensis* (Jourdan, 1861). Holotype (MHNL Dr15). Skull in ventro-lateral view to show the relationships of the palatine, pterygoid and maxilla ; Bari, Department of Drôme, France ; calcareous molass of the Burdigalian (Early Miocene). (Scale = 5 cm.) (Abbreviations see p. 280.)

synapomorphy of the Platanistidae (MUIZON, 1987*a*) ; however, in this family no ventro-medial part of the palatine is observed. Among the Squalodelphidae, the sister-group of the Platanistidae, I could not observed the palatines in *Squalodelphis* and *Notocetus* ; however, this is a consequence of the poor preservation of the lateral part of the known skulls of these genera rather than an evidence of the real absence of the feature in the family. As a matter of fact, at the anterior region of the fossa for the hamular lobe of the pterygoid sinus, no trace of palatine can be seen, a condition indicating that, as in the Platanistidae, the bones have been pushed laterally. This feature would therefore represent a synapomorphy of the Platanistidae

and Squalodelphidae and not only of the Platanistidae as I stated elsewhere (MUIZON, 1987). Furthermore, the partial development of this character in *Squalodon* is another indication of the close relationships existing between the Squalodontidae and the Platanistidae + Squalodelphidae.

The auditory region of *Squalodon bariensis* is morphologically close to that of *Notocetus* (MUIZON, 1987). The squamosal is much stouter than in *Notocetus*; the zygomatic process is wide and, ventro-internally, at its base there is a fossa, the middle sinus (tympanosquamosal recess of FRASER and PURVES, 1960) of approximately the same depth as in *Notocetus*. The posterior wall of the fossa projects medially and forms the spiny process of the squamosal (see MUIZON, 1987, fig. 1). This process is well developed and articulates with the periotic at the hiatus epitympanicus located between the tympanic articular surface of the posterior process and the ventral tuberosity (fig. 11). The posterior wall of the spiny process is made of irregular and squamous bone which provides evidence for the articulation of the squamosal and periotic. It bears a small peg with two small sockets which tightly articulate with the periotic; the posterior socket is flattened and apparently corresponds to the fossa which receives the articular hook-like process of the periotic in the Platanistidae (MUIZON, 1987, and below). The ventral region of the spiny process shows a crest on which articulates the anterior groove of the posterior process of the tympanic. This process also shows a clear articulation with the ventro-medial region of the post meatal process of the squamosal; a condition regarded here as a symplesiomorphy among cetaceans.

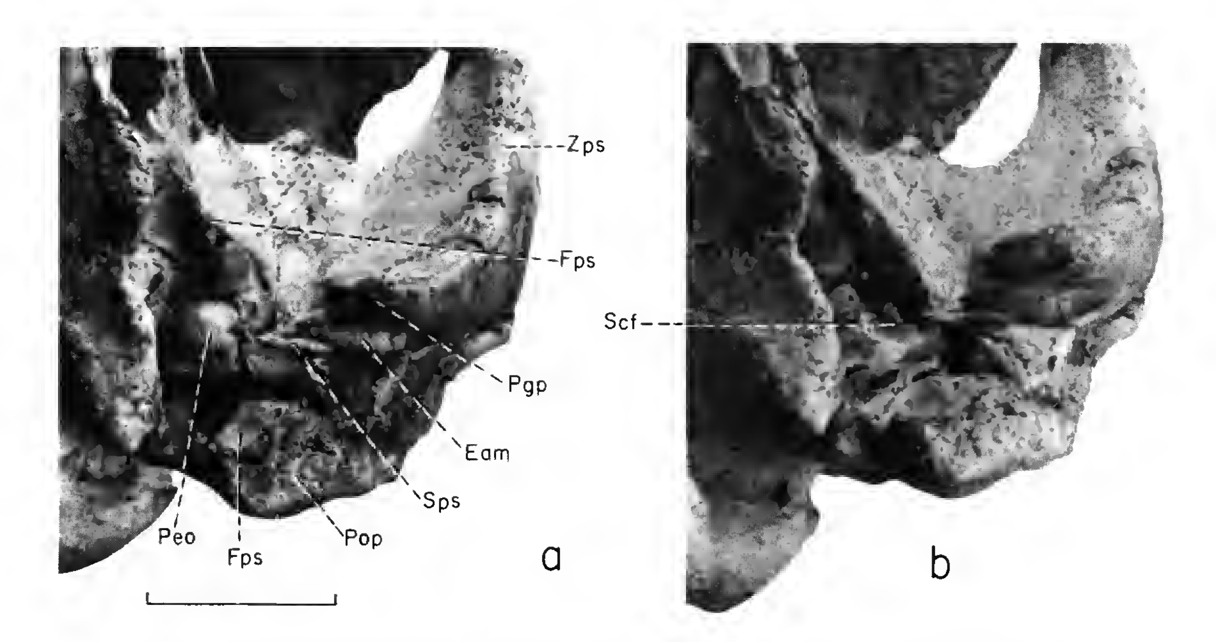


FIG. 11. — *Squalodon bariensis* (Jourdan, 1861). Holotype (MHNL Dr15). Ventral view of the postero-lateral angle of the skull: a, periotic *in situ*; b, periotic removed, Bari, Department of Drôme, France; calcareous molass of the Burdigalian (Early Miocene). (Scale = 5 cm.) (Abbreviations see p. 280.)

Dorso-medially to the fossa for the medium sinus, a shallow circular fossa is located in the same position as the subcircular fossa in the Squalodelphidae and Platanistidae (Muizon, 1987, fig. 1). However, it is much shallower in *Squalodon*. Furthermore, the bottom of the fossa shows a narrow pit, 10 mm deep and 4 mm wide ; close to it there are one or two other small pits, all of which have small openings in their bottom, probably for blood vessels. The shallow fossa and the pits it contains very probably represents a preliminary stage in the development of the sub-circular fossa seen in the Platanistidae and Squalodelphidae (Muizon, 1987) (fig. 11). The *Squalodon* condition is considered more primitive than that in the Squalodelphidae and in the Platanistidae, but it provides evidence of the presence of close relationships between Squalodontidae, Squalodelphidae, and Platanistidae. In *Platanista*, the subcircular fossa is always smaller and is sometimes completely flattened, but this condition is regarded here as an autapomorphy of this genus.

The external auditory meatus of *Squalodon bariensis* is wide as in the other Platanistoidea and the postmeatal process (Muizon, 1987) of the squamosal is proportionally as developed as it is in *Notocetus* and *Platanista*. The sternomastoid fossa of *Squalodon bariensis* is much deeper than in the Squalodelphidae and Platanistidae and therefore represents the primitive condition. The paraoccipital process of the exoccipital is fairly thick and robust which differs from the platanistid and squalodelphid condition ; it is closer in this respect to that in ziphiids. The anterior face of the process shows a fossa for the posterior sinus, much shallower and much smaller than that in the Squalodelphidae but it is clearly present, while it is absent in the Ziphiidae and Physeteroidea. This feature has been regarded as a synapomorphy of the Platanistoidea + Eurhinodelphoidea + Delphinida (Muizon, 1984).

The periotic of *Squalodon bariensis* (fig. 12) is similar to that of *Squalodon calvertensis* Kellogg, 1923. It presents some differences with the type specimen of *S. calvertensis* (USNM 10484) as figured by Kellogg (1923) ; in the holotype of *S. bariensis*, the posterior process is longer and the anterior process is blunt, but this difference is consistent with the variation observed in the morphology of the periotic of *S. calvertensis*. The periotic of *S. bariensis* shows features considered here as characteristic of *Squalodon* which are : 1) the low pars cochlearis ; 2) the very wide and flat superior process ; 3) the short and bulky anterior process with a short and slightly developed epitubarian fossa on its ventral side ; 4) the long narrow posterior process with an articular pit on its postero-lateral face. This pit receives the peg observed on the squamosal which lies posterior to the spiny process. The anterior border of the pit forms a small ridge which seems to have given rise to the articular process of the squalodelphid and platanistid periotic.

The posterior process of the periotic shows an elongated articular surface for the tympanic. On its anterior border there is a groove which extends from the fossa crus breve incudis to the apex of the process ; this groove receives the spiny process of the squamosal with which it articulates tightly. The anterior crest which delimits the articular groove is slightly elevated and its postero-lateral extremity forms a small peg which is in the same position as the articular rim and the hook-like articular process of the Squalodelphidae and Platanistidae (see Muizon, 1987, fig. 4 and 14). These structures are in fact a consequence of the increase in size of the articular groove of the periotic which articulates with the spiny process of the squamosal. Dorsal to the posterior extremity of the articular groove is an articular pit which fits over a small peg on the squamosal and which represents a plesiomorphic condition occasionally found in some Platanistidae or Eurhinodelphidae.

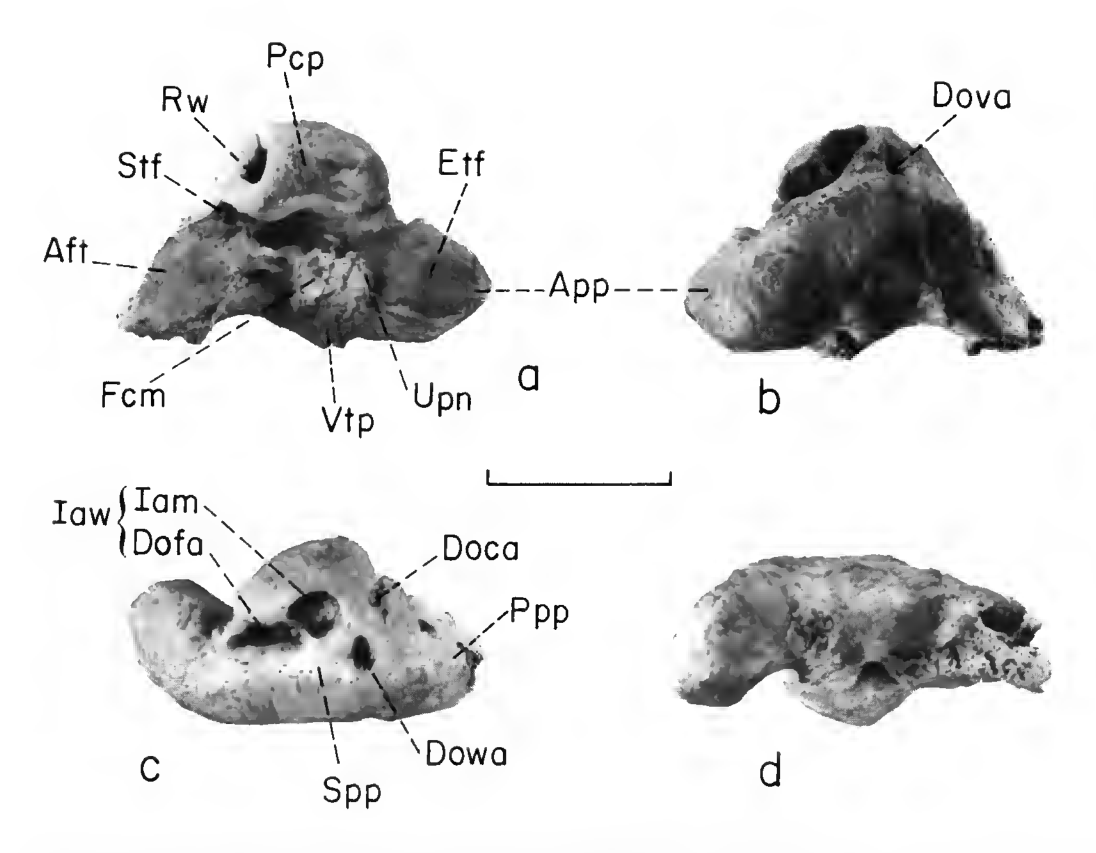


FIG. 12. — *Squalodon bariensis* (Jourdan, 1861). Holotype (MHNL Dr15). Left periotic : a, ventral view ; b, dorsal view ; c, dorso-medial view ; d, lateral view. Bari, Department of Drôme, France ; calcareous molass of the Burdigalian (Early Miocene) ; (Scale = 2 cm.) (Abbreviations see p. 280.)

The elevation of the anterior crest of the articular groove is regarded here as a preliminary stage in the development of the articular rim or process found in the Squalodelphidae and Platanistidae. However, it needs to be noted that the condition found in the holotype of *Squalodon bariensis* is almost absent in some other specimen of *Squalodon*. Nevertheless it is well marked on the holotype of *Squalodon calvertensis*. Consequently, even if it is not a constant character, the periotic of *Squalodon* shows a tendancy to develop the supplementary articulation which I regarded as a synapomorphy of the Platanistidae + Squalodelphidae. The condition of the periotic of *Squalodon* as interpreted here is considered to provide supplementary evidence of the close relationships between this genus and the Platanistoidea. However, it as not been possible to observe this feature on the periotics of *Eosqualodon* and *Kelloggia* which have not been extracted from their skulls and which were not available during this study. The periotie of *Prosqualodon davidis* is too poorly illustrated and described to be useful (FLYNN, 1948) and the holotype and only known specimen of that species has been lost. The only known periotic referred to the genus *Prosqualodon* is that figured by TRUE (1909) and

determined as *P. australis*. This specimen, a cast of which I observed at the U.S. National Museum, in Washington DC (USA), apparently does not show the *Squalodon* condition described above. However, this specimen has not been found in association with securely determined cranial elements and consequently its belonging to the genus *Prosqualodon* is hypothetical.

The tympanic of *Squalodon bariensis* is large and massive (fig. 13). It is intermediate in this respect between those of *Prosqualodon* and *Notocetus*. As in this latter genus, both lobes have the same length but the lateral lobe is proportionally narrower. There is a small but well developed anterior spine and it is apparently also present but smaller in *Prosqualodon*; however, in both genera it is proportionally smaller than in *Notocetus*. Postero-laterally to the

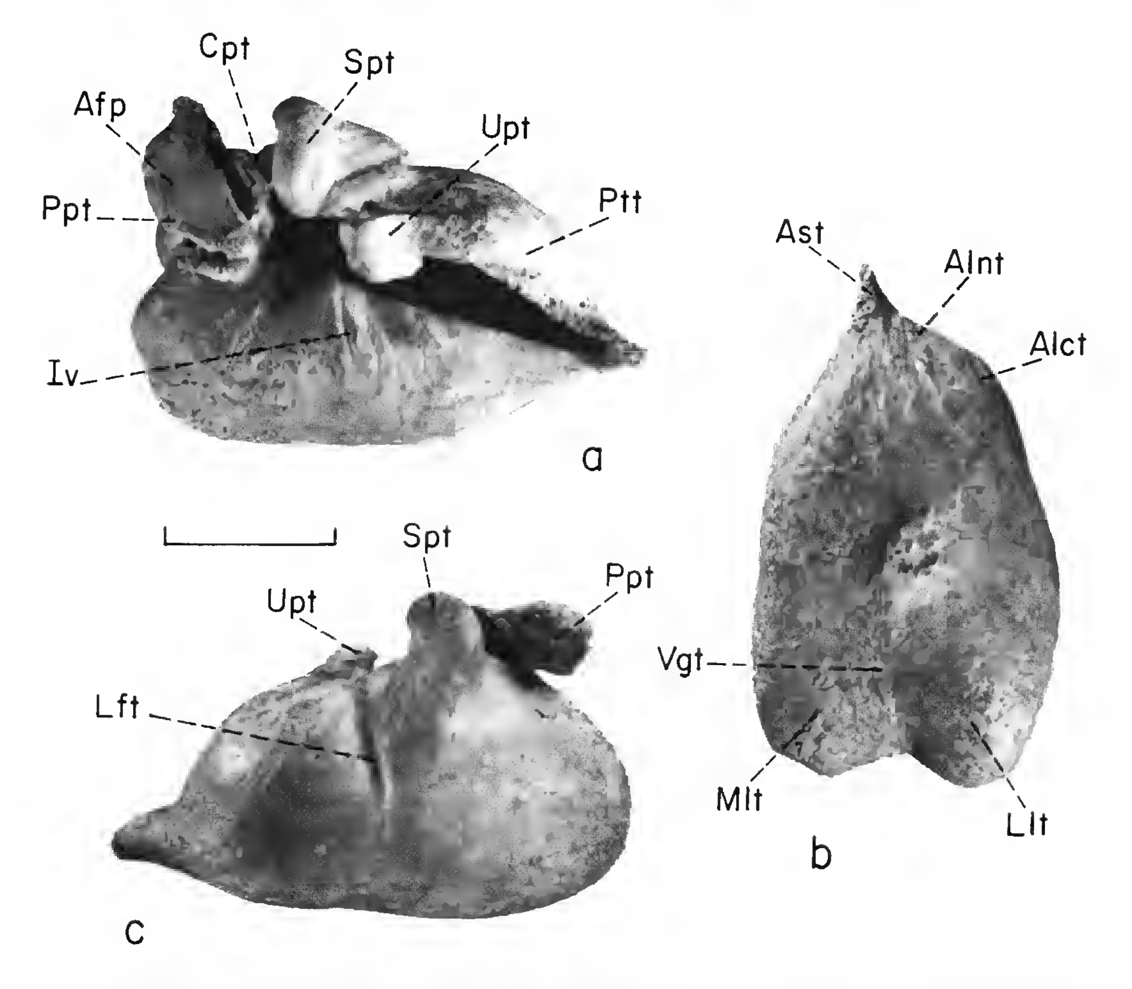


Fig. 13. — *Squalodon bariensis* (Jourdan, 1861). Holotype (MHNL Dr15). Left tympanic : a, dorsal view ; b, lateral view ; c, ventral view. Bari, Department of Drôme, France ; calcareous molass of the Burdigalian (Early Miocene). (Scale = 2 cm.) (Abbreviations see p. 280.)

spine there is an antero-lateral notch and concavity (cf. MUIZON, 1987) which are much less developed than in *Notocetus*; these specialized features (see MUIZON, 1987) are apparently slightly developed, but nevertheless present, in *Prosqualodon*, contrary to what I said elsewhere (MUIZON, 1987). The involucrum is olive-shaped and almost symetrical antero-posteriorly as in *Prosqualodon*, while in *Notocetus* the dorsal edge is more convex. As in *Prosqualodon*, the ventral groove does not reach the apex of the tympanic as it does in *Notocetus*. Laterally the lateral groove of the tympanic is well marked. The posterior process is close in shape to that of *Notocetus* and carries facets which indicate that it articulates with both the periotic and the squamosal (fig. 13). This is a primitive condition which is retained in the Platanistoidea. As in the Platanistidae and in the Squalodelphidae, the anterior edge of the process shows a groove which articulates with the spiny process of the squamosal. The main difference between the posterior process of the tympanic of *S. bariensis* and those of Platanistidae and Squalodelphidae is the presence in the former of a very spongy structure of the bone which articulates with the squamosal, a condition also found in the periotic; the bone is smooth and more pachyostosed in the Platanistidae and Squalodelphidae. Ventrally to the posterior process is a large elliptical foramen as in all the Platanistidea.

The malleus of *Squalodon bariensis* is preserved on both sides (fig. 14). When viewed postero-medially (on its articular face with the incus), the articular head being positioned below the tuberculum, the manubrium is clearly higher than the insertion of the tendon for the tensor tympani; such a condition is a primitive feature which is present in all the Platanistoidea. The head of the malleus is very bulky and contrasts with the relatively narrow tuberculum when compared to that of *Notocetus*. The manubrium is hook-like and resembles that of *Pomatodelphis* (MUIZON, 1987).

The incus and the stapes do not show any significant differences from those of *Platanista*.





FIG. 14. — *Squalodon bariensis* (Jourdan, 1861). Holotype (MHNL Dr15). Left malleus in postero-medial view. Bari, Department of Drôme, France; calcareous molass of the Burdigalian (Early Miocene) (× 4).

Measurements (in mm) of the skull (type specimen) of *Squalodon bariensis* (MHNL Dr 15)

Bizygomatic length	298
Rostrum width at base	141
Length of the cerebral skull from the bottom of the anteorbital notch to the posterior border of the condyle	301
Length of the orbit	62
Maximum length of zygomatic process of the squamosal	140
Maximum height of the temporal fossa	142
Minimum width between the lamboidal crests	128e
Height of the supraoccipital	166
Bicondylar width	106
Maximum length of the periotic	41,9
Maximum width of the periotic	26,3
Maximum length of the tympanic (including posterior process)	63,8
Maximum length of the tympanic (excluding posterior process)	62
Maximum width of the tympanic	36,8

1. Relationships of the Squalodontidae within the Platanistoidea

The preceding description sheds light upon some unknown or poorly known *Squalodon* features which indicate similarities with both the Physeterida, and the Platanistoidea. *Squalodon* resembles the Physeterida by the reduction of the lateral lamina of the pterygoid hamulus. In *Prosqualodon*, the reduction is apparently less pronounced. *Kelloggia barbara* from the late of the Oligocene of Azerbaidzhan (USSR) is known by a partial skeleton whose skull retains a lateral lamina of the pterygoid contacting the falciform process of the squamosal and seems to have reduced the lateral lamina of the hamular process according to illustration given by Mchedlidze (1984, pl. 22); in fact, the condition of *Kelloggia* is very similar to that in *Squalodon* and I suspect that this genus is a junior synonym of *Squalodon*. Nothing can be said about the condition of *Sulakocetus* because the ventral view of skull of that genus is illustrated neither by Mchedlidze (1984) nor by Pilleri (1986). In the other genera of Squalodelphidae in which the skull is known, none are well enough preserved in the pterygoid-palatine region to allow observation of this feature.

In other respects, three other characters of *Squalodon bariensis* confirm the platanistoid affinities evoked elsewhere (Muizon, 1984, 1985, 1987):

1) The presence of a shallow circular fossa, the bottom of which shows one very deep and several small pits, is regarded as a preliminary stage in the development of the wide and deep subcircular fossa found in the Squalodelphidae and in the Platanistidae. This feature has been regarded by Muizon (1987) as a synapomorphy of the two families and consequently its incipient development in *Squalodon* demonstrates that this genus belongs to the sister-group of the Squalodelphidae + Platanistidae. This character is also present in *Eosqualodon* and *Phoberodon* but it is absent in *Prosqualodon*.

2) The elevation of the anterior crest of the articular groove (see above) on the ventral side of the periotic of *Squalodon* constitutes a preliminary stage in the development of the articular neoformation observed in the periotics of the Platanistidae and Squalodelphidae (Muizon, 1984 and 1987). It represents an evidence of the platanistoid affinities of *Squalodon*, but since

the perioties of the other genera of Squalodontidae are unknown are (or undescribed) it is not possible to include this character as a synapomorphy of the Platanistoidea. The periotic of *Prosqualodon davidis* has been illustrated by Flynn (1948) but the figure given by this author is not detailed enough to give a good representation of the morphology of that bone and the original specimen has been lost; the periotic referred by True (1909) to *Prosqualodon australis* does not show this character and, therefore, should not be included in the family of Squalodontidae. However, it is noteworthy that this specimen was not associated with a positively identified skull and it is not clear that it represents *Prosqualodon australis*.

3) The morphology of the maxillo-palatine suture of *Squalodon bariensis* shows a typical platanistid + squalodelphid condition. The palatine bone is partially overlapped by a posterior expansion of the maxilla which isolates a large postero-lateral portion of the palatine and a small ventro-medial portion. The condition in *Squalodon bariensis* is however more primitive than in the Platanistidae as in this family the ventro-medial portion of the palatine has been completely covered by the maxilla. This character has been regarded as a synapomorphy of the Platanistidae but its presence, although less developed, in *Squalodon* provides further evidence for relating this genus to the Platanistidae + Squalodelphidae.

These three characters are absent in *Prosqualodon* and consequently, this genus which has the synapomorphies of the Platanistoidea in its scapula should be separated from the Platanistidae-Squalodelphidae-*Squalodon* group.

2. **Definition of the Squalodontidae**

Simpson (1945) included in the Squalodontidae, the following genera, among others : *Saurocetus* Agassiz, 1848 ; *Colophonodon* Leidy 1853 ; *Trirhizodon* Cope, 1890 ; *Rhytisodon* Costa, 1852 ; *Parasqualodon* Hall, 1911 ; *Metasqualodon* Hall, 1911 ; *Microcetus* Kellogg, 1923. The type specimens of the type species of these genera are isolated teeth of jaw fragments, and do not permit observation of the features which relate *Squalodon* to the Platanistidae + Squalodelphidae. Consequently, they should be regarded as *incertae sedis*.

The genus *Neosqualodon* Dal Piaz, 1904, is represented by three species (*N. gastaldii, N. assenzae* and *N. gemmelleroi*). The specimens referred to these species are either mandible fragments and isolated teeth or incomplete skulls which do not show the features used above to define the groups *Squalodon* + Squalodelphidae + Platanistidae. The best preserved specimen of *Neosqualodon* is the skull of *N. gemmellaroi* which is fairly complete but which lacks the base of the skull where these features can be observed (Gemmellaro, 1920 ; Fabiani, 1949). However, the dorsal view of the skull of *N. assenzae* and *N. gemmellaroi* are similar to that of *Squalodon* and could belong to the same family ; nevertheless because this possibility is not based upon any synapomorphies its relationships remain uncertain.

Microsqualodon, a name proposed by Abel (1905) for the species *Squalodon gastaldii* and *Squalodon assenzae*, was withdrawn by its author in the same publication (Abel, 1905 : 36) on the basis of information that he received from Dal Piaz after he had submitted his manuscript.

Tangaroasaurus Benham, 1935, and *Austrosqualodon* Climo and Baker, 1972, are based upon mandible fragments and teeth, which are regarded as unsatisfactory specimens to define a cetacean, and consequently they must also be regarded as *incertae sedis*.

The two known skulls of *Phoberodon* have damaged pterygoido-palatine region and no periotic or tympanic is associated with them (CABRERA, 1926). However, the scapula of *Phoberodon* shows the platanistoid synapomorphies mentioned above and it must be therefore related to this superfamily. The genus *Eosqualodon* is known by a well preserved skull (ROTHAUSEN, 1968) but it has not been possible to prepare it further during this study and the same is to be said for *Kelloggia* ; however, the skull of *E. latirostris* (Capellini, 1903) shows the same poorly developed subcircular fossa in the squamosal as observed in *Squalodon*, while *Kelloggia barbara* Mchedlidze, 1976, has lost the coracoid process of its scapula ; furthermore, both genera show the squalodontid synapomorphies defined below, and consequently they must both be referred to the Platanistoidea.

Sulakocetus, according to MCHEDLIDZE (1984), does not have the scapula synapomorphies of the other squalodontids and must either be regarded as the sister-group of the Platanistoidea or could be related to the Physeterida. In fact, the tooth morphology and the vertex configuration of *Sulakocetus* are more compatible with forms like *Patriocetus* than any squalodontid. Furthermore, the forelimb morphology, especially that of the humerus, is reminiscent of that of a primitive mysticete (or a primitive cetacean) and seems to differ from any known squalodont. However, the problem of the phylogenetic relationships of *Sulakocetus* could not be investigated in detail during this study as the specimens referred to that genus were not available for further preparation. Considering this, *Sulakocetus* should perhaps be regarded as an Odontoceti *incertae sedis* but, in any case, it should not be referred to the super-family Platanistoidea, to which belongs the family Squalodontidae.

The genus *Prionia* True, 1909, is based upon a poorly preserved portion of skull with a posterior part of the mandible and a few vertebrate, Contrary to TRUE's suggestions, *Proinia patagonica* does not show much resemblance to *Inia*. On the contrary, it is similar to such primitive odontocetes as the Squalodontidae or Patriocetidae (large frontals on the vertex, temporal fossa uncovered dorsally) ; however none of these features are derived and none of the synapomorphies exposed above can be observed in the holotype and only known specimen of that species. Thus, *Proinia patagonica* must be regarded as Odontoceti *incertae sedis* until the discovery of better preserved specimens.

The genus *Prosqualodon* lacks two of the five apomorphies present in *Squalodon*, but it must be related to the Platanistoidea, because it possesses the scapula synapomorphies of this group (MUIZON, 1987) ; this genus would therefore represent the sister-group of all other Platanistoidea and is regarded here as a plesion.

Consequently, very few of the genera, traditionally referred to the Squalodontidae can be satisfactorily classified in this family which is here restricted to the genera *Squalodon*, *Eosqualodon*, *Kelloggia* and *Phoberodon*. In fact, these four genera are very similar to each other, and only *Phoberodon* differs from the three other genera in having a lateral edge of the roof of the temporal fossa, convex and expanded laterally while it is straight or concave in *Squalodon*, *Eosqualodon* and *Kelloggia*. This observation shows that, contrary to the statement made by BARNES (1985), *Kelloggia* is morphologically closer to *Squalodon* and *Eosqualodon* than to *Phoberodon*. *Neosqualodon* is also very similar to the genera cited above and although its scapula and basicranium are unknown it should perhaps be tentatively referred here to the family Squalodontidae. The teeth of *Neosqualodon* differ however from those of other Squalodontidae as they have large blade-like accessory cusps. The Squalodontidae, in the present concept, are defined by an apomorphic lenghtening of the rostrum, and by the widening

of its apex. They show a characteristic enlargment of the incisors which protrude strongly anteriorly and even become horizontal in the central incisors. They also have a clear tendancy to reduce the lateral lamina of the pterygoid hamulus, a feature which is apparently absent in *Prosqualodon*. In other respects, the Squalodontidae in their traditional definition (*sensu* SIMPSON, 1945) represent a paraphyletic group. In its new concept, the family Squalodontidae is a monophyletic group defined essentially by the morphology of the rostrum apex. However, one must be aware that such phylogenetic relationships remain hypothetical as not all the apomorphies can as yet be observed in every genus, because of the incompleteness and/or the poor preservation of some of the available specimens. Furthermore, no synapomorphies have been found to settle the phylogenetic relationships between the four genera of Squalodontidae as defined here.

The genus *Dalpiazina* Muizon, 1988, has been regarded as the sister genus of *Squalodon*. Considering the similarities between the four Squalodontidae as defined here, *Dalpiazina* which belongs to the monogeneric family Dalpiazinidae Muizon, 1988, could represent the sister-group of the Squalodontidae. *Dalpiazina* share with the Squalodontidae four features regarded as apomorphic ; they are : the widening of the premaxillae at the apex of the rostrum, the increase in size of the vomerian window on the ventral face of the rostrum, the low, wide and regularly convex dorsal process of the periotic and the opening of the mandibular canal which is larger than in the Platanistidae. However, this hypothesis, is still poorly documented and needs to be confirmed by the discovery of a complete skull of *Dalpiazina* associated with a scapula, which would demonstrate the allocation of that genus to the Platanistoidea.

3. **Definition of the Platanistoidea**

The superfamily includes the following taxa : Platanistidae, Squalodelphidae, Squalodontidae, *Prosqualodon* and probably Dalpiazinidae.

It is defined by the following synapomorphies (fig. 15) :

1) loss of the coracoid process of the scapula ;
2) acromion located on the anterior edge of the scapula, and loss of the supraspinous fossa.

B — RELATIONSHIPS OF THE EURHINODELPHIDAE
(Fig. 15)

1. **Taxonomic considerations**

The taxon Rhabdosteidae was resurrected by MYRICK (1979) according to the law of priority (Rhabdosteidae Gill, 1871, and Eurhinodelphidae Abel, 1901). However, recent studies (MUIZON, 1988*a*) have shown that the type specimen of *Schizodelphis sulcatus* (Gervais, 1853) belongs to the same genus as all the specimens referred by MYRICK (1979) to the genus *Rhabdosteus* except for the type specimen of the type species of the genus *Rhabdosteus* (*R. latiradix*). The latter specimen is a rostrum fragment regarded here as inadecuate to define an odontocete and, consequently, the genus and species *Rhabdosteus latiradix* and the family Rhabdosteidae have been considered (MUIZON, 1988*a*) as *incertae sedis* restricted to the type specimen of the type species of the genus *Rhabdosteus*. The family Rhabdosteidae (*sensu* MYRICK, 1979) must therefore be called

Eurhinodelphidae Abel, 1901, a taxon including the following genera : *Eurhinodelphis, Ziphiodelphis, Schizodelphis* and *Argyrocetus*. Among the genera described by WILSON (1935), *Doliodelphis* is a junior synonym of *Argyrocetus* (see BARNES, 1977) and *Macrodelphinus* is a giant Eurhinodelphidae. *Allodelphis* Wilson, 1935, *Iniopsis* Lydekker, 1892, and *Protodelphinus* Dal Piaz, 1916 (see also DAL PIAZ, 1977) are very probable eurhinodelphids but are too poorly known to allow their introduction in the phylogeny proposed here.

2. Phylogenetic affinities of the Eurhinodelphidae

a — *Relationships with the Physeterida*

The Eurhinodelphidae have often been regarded as an ancestral group for the Ziphiidae (ABEL, 1901, 1902 ; DAL PIAZ, 1977 ; PILLERI, 1985). However, it must be noted that the oldest known Eurhinodelphidae is almost contemporaneous with the first known Ziphiidae, as both families are first recorded in the early Miocene. Moreover, the Eurhinodelphidae have some obvious synapomorphies which preclude them from being ancestral to the Ziphiidae. These derived characters are : 1) the very long rostrum which shows a great enlargement of the apical part of the premaxillae which constitute approximately one third of the rostrum length ; 2) the mandible, much shorter than the rostrum and its apex which ends approximately at the same level as the apices of the maxilla ; 3) the transversaly compressed pterygoido-palatine region which is related to the ventral development of the vomer. None of these features are present in the Ziphiidae. In other respects none of the synapomorphies of the Physeterida are present in the Eurhinodelphidae :

1) The members of this family do not have an expanded posterior process of the tympanic which articulates with the squamosal and exoccipital. The eurhinodelphid condition is squalodont-like but more specialized, as the posterior process is small and only very loosely articulated with the squamosal, a condition which foresees the Delphinida morphology where the process is not articulated but is totally surrounded by ligaments which maintain it *in situ*. In fact, in the Eurhinodelphidae, it probably contacted the skull only and was not really articulated to it as it is in the Platanistoidea or the Physeterida.

2) They still retain a pterygoid lateral lamina which is always lost in the Physeterida.

3) They do not have a triangular shaped basioccipital with alar processes widely opened posteriorly.

4) They do not have enlarged hamular fossae for the hamular lobe of the pterygoid sinuses.

As a result there is no synapomorphy which could relate the Eurhinodelphidae to the Physeterida and hence to the Ziphiidae. ABEL (1901 and 1914) thought that the Ziphiidae and the Eurhinodelphidae could be sister-groups. However, as stated above and elsewhere (MUIZON, 1984), if the Ziphiidae are the sister-group of the Physeteroidea, the Eurhinodelphidae should share some synapomorphies with the Physeterida. ABEL (1901) mentions that Ziphiidae and Eurhinodelphidae share the common character by which the premaxillae alone, form the apex of the rostrum. In fact, I regarded this feature as a symplesiomorphy which is present in squalodontids, agorophiids, archeocetes and mysticetes as well as terrestrial mammals. The apomorphic condition in the Eurhinodelphidae is the increase in the length of the premaxillae far beyond the limits of the maxillae. Contrary to what PILLERI (1985) states. I have clearly observed on the type speci-

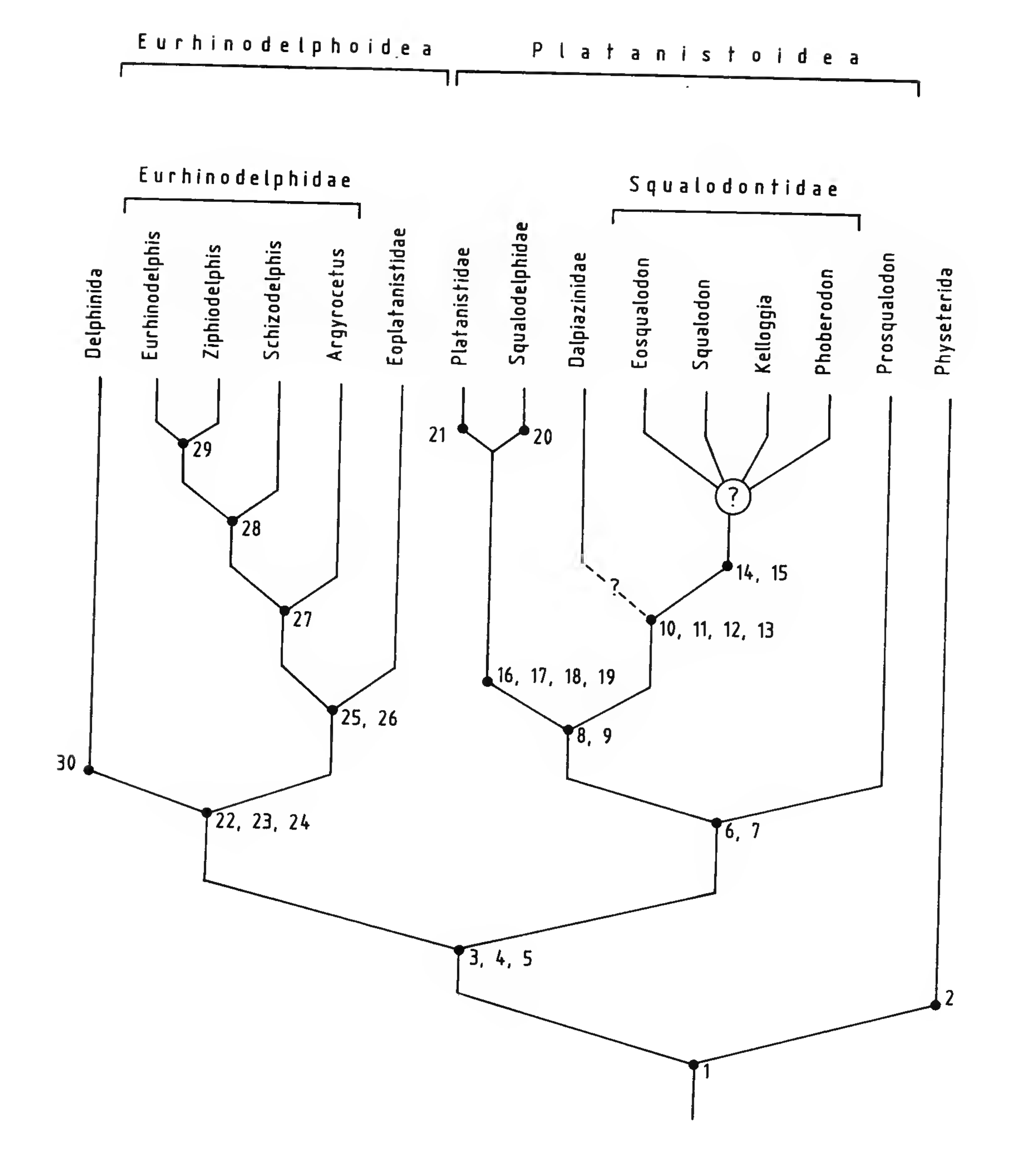
men of *Ziphiodelphis abeli* the characteristic maxilla-premaxilla suture of the eurhinodelphid rostrum. However, it is true that the suture is not easy to observe because, in old individuals, the bones of the rostrum are fused, and one must use incident light to see the very smooth groove which indicated the position of the suture. The same comment can be made concerning the type specimen of *Eurhinodelphis bossi* (USNM 8842) and USNM 1658, a specimen I referred to that species (MUIZON, 1988*a*) contrary to MYRICK (1979) who regarded it as belonging to a new species ; the suture is difficult to observe on several other eurhinodelphid specimens of the Calvert Formation (Maryland, USA) because of the fusion of the bones. The plesiomorphic condition of the premaxillary apex is also found in the Squalodelphidae and Physeteroidea, with the exception of the Kogiidae which are apomorphic in having both the maxillae and premaxillae forming the apex of the rostrum. This apomorphic feature is also found in the Delphinoidea. In the odontocetes with long rostrum, the condition is often very difficult to observe because maxillae and premaxillae are fused together very early in life in order to strengthen the slender rostrum. For this reason it has not been possible during this study to determinate the condition of this feature in the Iniidae, the Lipotidae, the Platanistidae (*sensu* MUIZON, 1987) and in the Eoplatanistidae (*sensu* MUIZON, 1988*a*).

DAL PIAZ (1977) followed by PILLERI (1985) has found in the crownless teeth of the type specimen of *Ziphiodelphis abeli* a specialized feature that could locate this species in a position close to the origin of the Ziphiidae. In fact the teeth on which this statement is based (which I have had and opportunity to examine) have lost their crowns by natural wear. This is probably related to the very old age of the type specimen. The very reduced crown of the tooth figured by DAL PIAZ (1977) and by PILLERI (1985) is only a relict of the dentine of the root

---

FIG. 15. — Relationships of the major groups of odontocetes emphasizing the relations of the Eurhinodelphoidea and Squalodontidae.

1. Formation of the classical odontocete vertex by a posterior extension of the maxillae which contact the occipital and demarcate a small square or trapezoid frontal window on the vertex. 2. See figure 5 for definition of the Physeterida. 3. Reduction of the posterior process of the tympanic which does not outcrop outside of the skull in lateral view. 4. Development of a posterior sinus. 5. Development of an anterior spine on the tympanic with salient antero-lateral convexity separated from the spine by a marked notch. 6. Loss of the coracoid process on the scapula. 7. Acromion located on the anterior edge of the scapula and disappearance of the supraspinatus fossa. 8. Palatine bone covered in the middle by the maxilla and divided into a small antero-ventro-medial part and a large postero-dorso-lateral area. 9. Presence of a shallow subcircular fossa medial to the spiny process of the squamosal. 10. Lengthening of the rostrum with dilatation of its apex. 11. Increase in width of the vomerian window on the ventral side of the rostrum. 12. Low, wide and regularly convex dorsal process of the periotic. 13. Opening of the mandibular canal, larger than in the Platanistidae, Squalodelphidae and Eurhinodelphoidea. 14. Increase in size of the anterior teeth and medial incisors which lie horizontally. 15. Reduction of the lateral lamina of the pterygoid hamulus. 16. Tendency towards thickening of the supraorbital process. 17. Development of a supplementary articular mechanism with the squamosal on the lateral edge of the periotic (articular rim ; cf. MUIZON, 1987). 18. Appearence of a deep subcircular fossa dorsal to the spiny process of the squamosal by deepening of the shallow fossa observed in the Squalodontidae. 19. Loss of double rootness. 20. For definition of the Squalodelphidae see MUIZON (1987). 21. For definition of the Platanistidae see MUIZON (1987). 22. Loss of the articulation of the tympanic with the squamosal. 23. Palatines hollowed out by the pterygoid sinuses but no lateral lamina of the palatine is present. 24. Expansion of the pterygoid sinus outside the pterygoid fossa in the orbit and temporal fossa. 25. Transverse, compression of the pterygoid region of the skull, which gives it a V-shaped section at the level of the hamular lobes forming a sharp ventral keel. As a consequence, the whole fossa for the pterygoid sinus is strongly flattened transversally. 26. Thickening of the post-glenoid process. 27. Lengthening of the maxilla-free portion of the premaxillae on the rostrum ; as a consequence of this condition the symphysis of the mandible is always much shorter than the rostrum. 28. Occipital shield subvertical when compared with the inclined shield of *Argyrocetus* in which the occipital condyles protrude posteriorly. This condition indicates a more important telescoping of the skull in *Ziphiodelphis, Eurhinodelphis* and *Schizodelphis*. 29. Wider occipital shield and shorter cerebral skull. 30. This taxon is defined elsewhere (MUIZON, 1988*c*).



Eurhinodelphoidea
Platanistoidea
Eurhinodelphidae
Squalodontidae
Delphinida
Eurhinodelphis
Ziphiodelphis
Schizodelphis
Argyrocetus
Eoplatanistidae
Platanistidae
Squalodelphidae
Dalpiazinidae
Eosqualodon
Squalodon
Kelloggia
Phoberodon
Prosqualodon
Physeterida
29
28
27
25, 26
30
22, 23, 24
21
20
?
14, 15
?
10, 11, 12, 13
16, 17, 18, 19
8, 9
6, 7
3, 4, 5
2
1

which is embedded in a thick mass of cement. In cetaceans, cement is deposited periodically and, consequently, its thickness on the holotype of *Z. abeli* provides evidence of the great ontogenetic age of this individual. As a matter of fact this specimen is the only one in the collection of the Geological Institute of the University of Padua, which shows this morphology.

b — *Relationships with the Delphinida*

In a recent publication (MUIZON, 1984), the Eurhinodelphidae were regarded as the sister-group of the Delphinida (Delphinoidea + Inioidea + Lipotidae) on the basis of two synapomorphies :

1) loss of the articulation of the tympanic with the squamosal ;
2) the pterygoid sinus affects the palatine bone without development of a lateral lamina of the palatine.

The first synapomorphy is probably not as strict as implied by the definition given above and is, in fact, only perfectly achieved in the Delphinida, where the posterior process is entirely surrounded by ligaments and does not contact the squamosal any more. The eurhinodelphid condition is probably very close to that of the Delphinida, but it is probable that it still retains a bony contact between the tympanic and the squamosal. However, it is impossible to determinate whether the posterior process of the tympanic was or was not completely surrounded by ligaments, even though it is not possible to discern real articular surfaces on the process.

The definition of the second synapomorphy given above needs to be extended. As discussed in detail by FRASER and PURVES (1960), the cetaceans are defined by the development of air sinuses located in the auditory region which invade the pterygoid. As stated by MUIZON (1984), in the primitive archeocetes, the sinuses are restricted to the peribullary region (*Protocetus, Pakicetus*). In more advanced archeocetes (*Basilosaurus, Zygorhiza, Dorudon, Zeuglodon*), the sinus extends forward and affects posterior region of the pterygoid and bifurcate the bone into medial and lateral laminae. An Archeocete-like condition is found in the mysticetes. In primitive odontocetes such as Agorophidae, the sinuses develop forward but remain widely separated anteriorly. In the Squalodontidae, the increase in size of the sinus is considerable, as, in contrast to the Agorophiidae, its apex is anterior to the bony nares ; *Prosqualodon* is more primitive than the Squalodontidae, as its pterygoid sinuses are still widely separated anteriorly, while in *Squalodon* they are very close to each other and only separated by a thin bony wall. In this respect, the genus *Squalodon* has a morphology close to that in modern odontocetes. The *Squalodon* morphology of the pterygoid cannot be an ancestral morphotype for the Physeterida because in *Squalodon* the lateral lamina of the pterygoid hamulus is more reduced and hence more specialized than in *Squaloziphius*, a primitive ziphiid. The *Squaloziphius* morphology additioned with a lateral lamina of the pterygoid could represent an approximative morphotype from which have evolved the conditions observed both in the Physeterida and in the Delphinida.

a) In the morphotype of Physeterida, the lateral lamina of the pterygoid completely disappears and the increase in size of the sinus is achieved by an enlargement of the hamular fossa of the pterygoid. The size of this bone is increased, mainly in the Ziphiidae, and it develops forwards to overlap the palatine partially or totally.

b) In the morphotype of the Delphinida, the increase in size of the sinus is achieved by protrusion into the palatine. At the apex of the hamular fossa, the sinus enters the palatine and divides it into lateral and medial laminae. In the Eurhinodelphidae and *Eoplatanista*, the pterygoid and palatine condition are not so specialized because no lateral lamina of the palatine is present. However, the anterior part of the pterygoid is partially opened and this condition creates an ovale opening through which the palatine is exposed (fig. 16). Moreover, the palatines are always hollowed out by a posterior fossa which anticipates the condition in

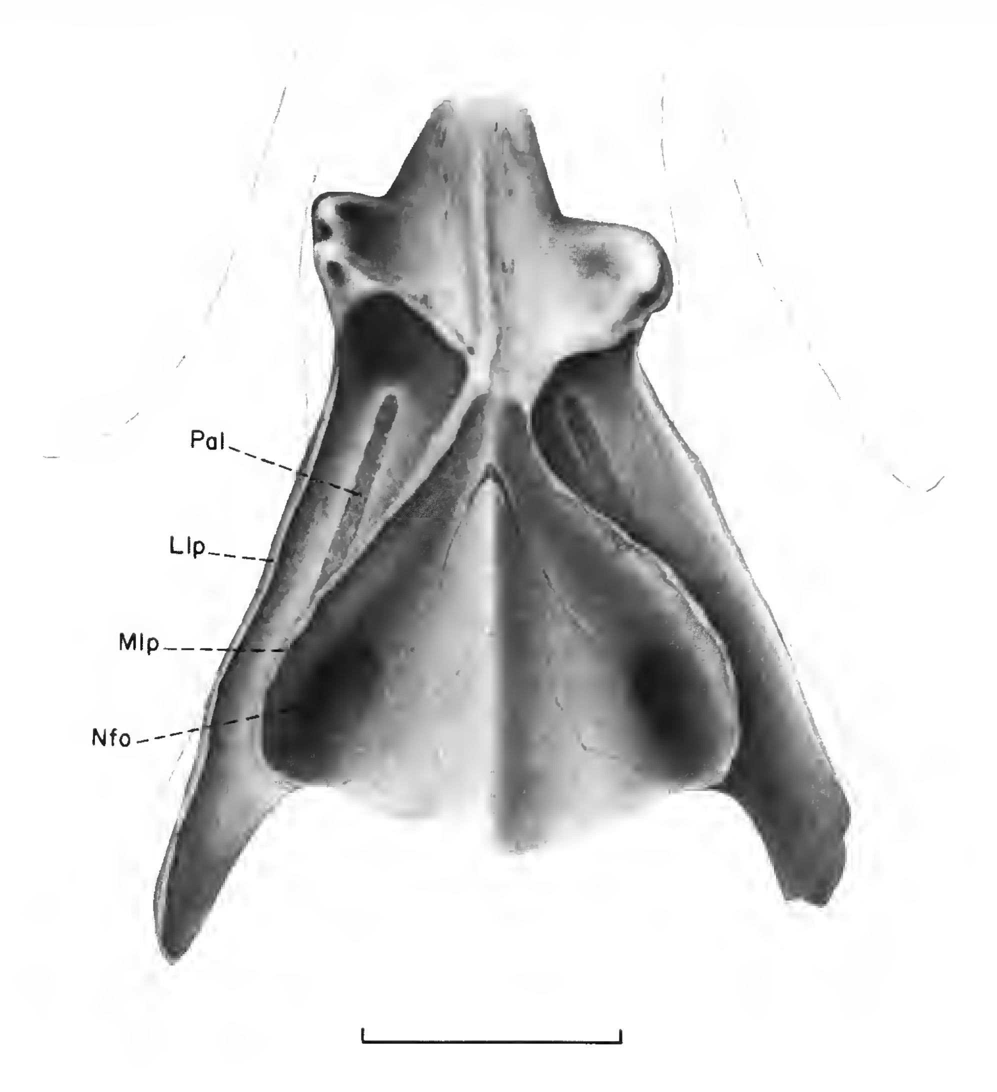


FIG. 16. — *Schizodelphis barnesi* (Myrick, 1979). USNM 244409. Postero-ventral view of the pterygoid palatine region of the skull to show the opening of the pterygoid at the anteriormost region of the pterygoid sinus. Calvert, Maryland, USA ; Calvert Formation (Middle Miocene). (Scale = 2 cm.) (Abbreviations see p. 280.)

the Delphinida (fig. 17). Therefore, the Eurhinodelphoidea occupy an intermediate position between the primitive morphotype evoked above and the morphology of the Delphinida. The pterygoid sinus of the Eurhinodelphoidea clearly tends to progress forward within the palatines but the palatine does not possess lateral lamina. In the Platanistidae and Squalodelphidae the condition is different as the pterygoids tend to separate the palatines from each other, displacing them laterally and overlapping them (in *Platanista*). The Eurhinodelphoidea have therefore taken a preliminary step towards the apomorphic condition of the palatine of the Delphinida, an observation in favour of the hypothesis that this super-family is a sister-group of the Delphinida rather than of the Physeterida.

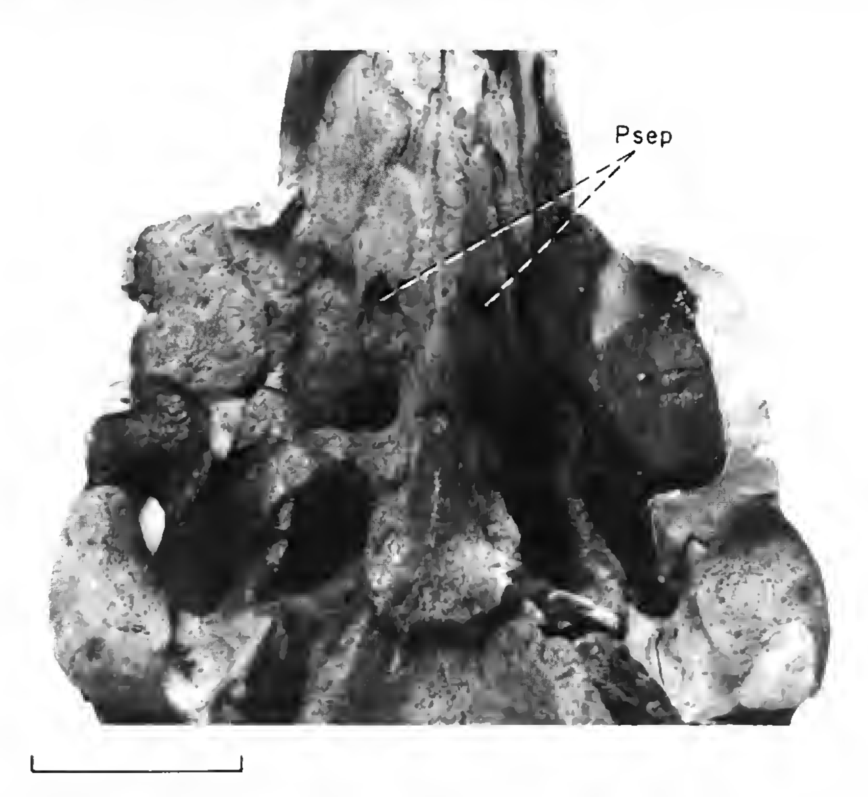


FIG. 17. — *Schizodelphis barnesi* (Myrick, 1979). USNM 256505. Ventral view of the skull to show the excavation of the palatine by the pterygoid sinus. Calvert, Maryland,USA ; Calvert Formation (Middle Miocene). (Scale = 5 cm.) (Abbreviation see p. 280.)

A third characteristic synapomorphy shared by the Delphinida and the Eurhinodelphidae is the invasion of the orbit and probably part of the temporal fossa by the pterygoid sinus. The Eurhinodelphidae show a condition similar to that of the Pontoporiidae, where the orbital lobes of the sinus pass inside the orbit, thereby separating the pterygoid lateral lamina from the orbital roof around the optic nerve. This condition is observed, in the Eurhinodelphidae, by the presence in the orbit and around the infraorbital foramen, of small fossae and cupules

for reception of the orbital lobes of the pterygoid sinus. In the Physeterida and Platanistoidea there is no orbital expansion of the hamular lobe of the pterygoid sinus. The Monodontidae, all of which have the Delphinoidea synapomorphies, possess, however, a pterygoid sinus with no orbital expansions, a plesiomorphic condition which seems to contradict the statement made above. However, if one wants to acknowledge the synapomorphies of Delphinida present in the Monodontidae (MUIZON, 1984), and if one wants to avoid four parallelisms (appearance of the feature in the Eurhinodelphidae, in the Lipotidae, in the Pontoporidae + Iniidae and in the other Delphinoidea), one must admit a reversal of this character in the Monodontidae. In fact, the pterygoido-palatine region of the Monodontidae appears to be primitive in several respects, a problem which is examined elsewhere (MUIZON, 1988*c*).

Furthermore, one character in the vertex, regarded as a synapomorphy of the Delphinida, is inconstantly found in the vertex of the Eurhinodelphidae, which favours the relationships of the family emphasized here. In the Delphinida the posterior apices of the premaxillae never contact the frontals on the vertex, while they always do it in the Ziphiidae and Platanistoidea, sometimes with a simple posterior crest. Consequently, the occurrence of this derived feature in some Eurhinodelphidae leads one to suspect some close relationships between the Eurhinodelphidae and the Delphinida.

As explained elsewhere (MUIZON, 1988*a*), the monogeneric family Eoplatanistidae is not related to the family Platanistidae. It includes the two species *Eoplatanista italica* and *Eoplatanista gresalensis* (see MUIZON, 1988*a*). Eoplatanistidae are regarded as the sister-group of the Eurhinodelphidae and both families form the superfamily Eurhinodelphoidea. This latter taxon is defined by an important, transverse compression of the pterygoid region ; this results in flattening of the fossae for the pterygoid sinuses and gives to the skull in that region an obvious V-shaped section with a ventral keel which may be very sharp as in some specimens of *Schizodelphis* (*sensu* MUIZON, 1988*a*) or as in the Eoplatanistidae.

The Eurhinodelphoidea are also defined by an important thickening of the post glenoid process which is not seen in the Delphinida nor the Platanistoidea.

Among the family Eurhinodelphidae, four well-defined genera are recorded : *Eurhinodelphis, Schizodelphis, Ziphiodelphis* and *Argyrocetus.*

As KELLOGG (1928) already stated, the similarities between *Eurhinodelphis* and *Ziphiodelphis* are so important that they could be classified in the same genus. The only major differences between the two forms are the extremely telescoped cerebral skull of *Ziphiodelphis* and its much larger size. However, the first characteristic could very well be due to the old age of the type specimen of *Z. abeli* (IGUP 26187). It is noteworthy that among the five specimens referred by PILLERI (1985) to *Ziphiodelphis* only two (IGUP 26187 and 26202) actually belong to that genus. One (IGUP 26392) is to be referred to a squalodont. Two of them (IGUP 26393 and 26394) are indeterminable skull fragments and the last two (IGUP 26390 and 26391) show skull proportions which do not match the type skull of *Z. abeli* at all (table 1) ; as seen in " *Eurhinodelphis* " *bellunensis* (Pilleri, 1985), they show a distinct obliquely inclined occipital shield with the base of the occipital region protruding posteriorly as in *Argyrocetus.* Moreover, they match much better the proportions of the skull of *Argyrocetus.* Consequently, although the similarities between the three specimens (IGUP 26390, 26391 and " *E* ". *bellunensis* (IGUP 26404)) and *Argyrocetus* are probably symplesiomorphies, I suggest that the three specimens should provisionally be referred to cf. *Argyrocetus.* IGUP 26390 and 26391 probably represent a new species different from IGUP 26404, a specimen referred here to cf. *Argyrocetus bellunensis.*

TABLE 1. — Comparison of skull proportions in some Eurhinodelphidae of the Belluno Sandstones from Italy.

	Bzw	*Lan-c*	*Lan-pg*	*Wrb*	*Lo*	*Lpop-cc*
Ziphiodelphis abeli (holotype) (IGUP 26187)	272	213	152	161	74	162
Z. abeli (IGUP 26204)	270e	—	157	153	87	—
Cf. *Argyrocetus* (IGUP 26390)	230	242	185	144e	104	169
Cf. *Argyrocetus* (IGUP 26391)	220	226	172	130e	93	182
Cf. *Argyrocetus bellunensis* (IGUP 26404)	212	235	170	123	94	170

Bzw : bizygomatic width; *Lan-c* : distance between the bottom of the antorbital notch and the occipital condyle; *Lan-pg* : distance between the bottom of the antorbital notch and the apex of the post-glenoid process; *Wrb* : width of rostrum at base; *Lo* : length of the orbit, measured from the central dorsal point of the post-orbital process to the bottom of the antorbital notch; *Lpop-c* : distance between the central dorsal point of the post-orbital process and the posteriormost point of the condyle.

Eurhinodelphis and *Ziphiodelphis* resemble each other in their occipital shields being proportionally wider than in *Schizodelphis* and *Argyrocetus*, and by their shorter cerebral skull. These features could be regarded as synapomorphies for *Eurhinodelphis* and *Ziphiodelphis* while both genera could be united with *Schizodelphis* on the basis of their more vertically oriented occipital when compared of that to *Argyrocetus*. Anyhow, this family of odontocetes needs a careful revision as none of the four genera cited above are precisely defined and MYRICK's revision of the Calvert specimens is not convincing. The astonishingly great number of species that this author recognized is, in my opinion, related to the great individual variation which characterizes the Eurhinodelphidae. Even at generic level the difference between *Eurhinodelphis* and *Schizodelphis* is not very obvious because many of MYRICK's characters, show intermediate morphotype between the *Eurhinodelphis* condition and the *Schizodelphis* condition. Furthermore, we have noted above that the differentiation between *Eurinodelphis* and *Ziphiodelphis* was not obvious. Consequently, the relationships of the Eurhinodelphidae suggested here reflect the similarities between the various genera rather than the result of a real cladistic analysis.

The phylogenetic relationships of the Eurhinodelphoidea as postulated here are, however, contradicted by the occurrence in both the Ziphiidae and the Eurhinodelphoidea, of the same apparently derived feature. In both groups, the dorsal face of the involucrum of the tympanic shows a well developed indentation which is never present to such an extent in the other odontocetes. However, this feature is absent from the tympanic of the Physeteroidea which would indicate that the Eurhinodelphoidea is the sister-group of the Ziphiidae only and not of the Physeterida. In fact, the Eurhinodelphoidea do not show any of the five synapomorphies

of the Physeterida defined above and therefore this constrains us to regard the eurhinodelphoid and ziphiid conditions as resulting from parallel evolution.

C — Relationships between the Eurhinodelphoidea and the Squalodontidae

As stated elsewhere (Muizon, 1988*a*), the Eurhinodelphoidea have no close relationships with the Squalodontidae ; they constitute the sister-group of the Delphinida, a taxon analysed in detail elsewhere (Muizon, 1988*c*).

The group Eurhinodelphoidea + Delphinida is here regarded as the sister-group of the Platanistoidea (fig. 15), on the basis of three synapomorphies :

1) The posterior process of the tympanic does not outcrop outside the skull in lateral view, as it does in other cetaceans.

2) The development of a posterior sinus between the tympanic and the paroccipital process of the exoccipital. Although a distinct fossa is not always very well developed in some Eurhinodelphoidea or Squalodontidae, this does not indicate that the sinus will be reduced, because in some Delphinidae such as *Stenella* or *Steno*, the fossa is always very reduced and the sinus is well developed. However, the Monodontidae, which possess a pterygoido-palatine region which is very primitive in some respects, do not seem to have a posterior sinus (Fraser and Purves, 1960). Nevertheless, Barnes (1984*b*) notes a " finely sculptured concavity " on the anterior side of the paroccipital process of *Denebola brachycephala*, a late Miocene monodontid from the Almejas Formation at Cedros Island, Mexico. This observation would confirm the statement made above that the monodontid pterygoido-palatine region apparently shows a tendancy to reversal.

3) The Delphinida + Eurhinodelphoidea + Platanistoidea also share the apomorphic development of an anterior spine on the tympanic, which is related to the occurrence of an antero-lateral concavity and convexity and which together have been regarded as a synapomorphy of the Platanistidae + Squalodelphidae (Muizon, 1987). The presence of a tympanic anterior spine in the Squalodontidae forces us to reconsider this character as a synapomorphy of the Delphinida + Eurhinodelphoidea + Platanistoidea, which disappears in the group Delphinoidea + Inioidea ; *Lipotes* is in fact the only Delphinida which has a strong anterior spine on the tympanic. The spine is absent in the Physeterida, in the Agorophiidae (undescribed specimen of the USNM) and in the archeocetes.

If it is so, then the Platanistoidea (Platanistidae + Squalodelphidae + Squalodontidae + *Prosqualodon*) are the sister-group of the Delphinida + Eurhinodelphoidea. The relationships of various taxa within the Delphinida have been reanalysed elsewhere (Muizon, 1988*c*).

GENERAL CONCLUSIONS

Squaloziphius emlongi is a generalized ziphiid and, as such, shows the synapomorphies of the family Ziphiidae and those of the infraorder Physeterida.

Squaloziphius, also presents similarities with the Squalodontidae and the Agorophiidae. However, these features are regarded as symplesiomorphies with no phylogenetic value.

Within the family Ziphiidae, two subfamilies are recognized on the basis of nasal morphology. The Ziphiinae include the living genera : *Ziphius*, *Berardius* and *Tasmacetus* and the fossil forms : *Ziphirostrum*, *Choneziphius* (related to *Ziphius*) and *Ninoziphius* (related to *Berardius*). The Hyperoodontinae include the following living genera : *Hyperoodon*, *Mesoplodon* and *Indopacetus*.

Squaloziphius emlongi is here regarded as the sister-group of all of the other Ziphiidae, this being based upon its nasal morphology.

Among the odontocetes, the Eurhinodelphidae and the Squalodontidae have often been considered to be related to the Ziphiidae. However, none of these families shows the synapomorphies of the Ziphiidae or of the Physeterida. Furthermore, the similarities existing between the Squalodontidae and the Eurhinodelphidae are here regarded to be symplesiomorphies.

The family Squalodontidae is redefined to include the genera *Squalodon*, *Eosqualodon*, *Kelloggia* and *Phoberodon*. These forms are related by the morphology of the rostrum, whose apex is enlarged and whose apical teeth are strongly developed and protrude anteriorly. Furthermore, three of these forms have a scapula which shows the typical synapomorphies of the Platanistoidea, as exposed elsewhere (MUIZON, 1987) ; the scapula of *Eosqualodon* is unknown. *Neosqualodon* is almost certainly a squalodont but the specimens referred to that genus are not well enough preserved to allow its assignation to the Squalodontidae with total security.

Prosqualodon shows the platanistoid synapomorphy of the scapula but lacks the other synapomorphies found in the Squalodontidae (circular fossa, palatine suture, rostrum morphology) ; consequently this genus it regarded as a plesion, sister-group of all the other Platanistoidea. The fossils assigned to genera such as *Metasqualodon*, *Colophonodon*, *Saurocetus*, *Trirhizodon*, *Parasqualodon*, *Microcetus*, *Tangaroasaurus* and *Austrosqualodon* are too incomplete to be taken into account and must be regarded as Odontoceti *incertae sedis*.

Sulakocetus is not a platanistoid and must be separated form the Squalodontidae (*sensu* : this paper) as its scapula possesses a well developed coracoid process. The relationships of this genus with *Patriocetus* is a problem that needs to be investigated.

The Eurhinodelphidae (*sensu* MUIZON, 1988*a*) include the following genera : *Eurhinodelphis*, *Ziphiodelphis*, *Schizodelphis* and *Argyrocetus*. The genus *Rhabdosteus* is considered to be *incertae sedis* and is restricted to the type specimen of the type species (*R. latiradix*).

The Eurhinodelphidae do not share any of the synapomorphies either of the Ziphiidae, or of the Physeterida. On the other hand the Eurhinodelphidae possess derived features which relate them to the Delphinida which leads to regard the Eurhinodelphoidea (= Eurhinodelphidae + Eoplatanistidae) as the sister-group of the Delphinida. Therefore the similarities which exist between the Eurhinodelphidae and the Ziphiidae should be regarded as the result of plesiomorphy or of parallel evolution.

Acknowledgements

I am indebted to Drs C. E. RAY and F. C. WHITMORE (U.S. National Museum) for a permission to study specimens under their care and for their assistance during my visit in Washington. Drs J. G. MEAD and C. POTTER (U.S. National Museum) provided me all the recent specimens I needed for comparisons. Dr M. PICKFORD (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) and Dr L. G. MARSHALL (Institute of

Human Origins, Berkeley) are thanked for helpful comments on the manuscript. Partial funding for this research was provided by the CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique). Photographs are by D. Serette, L. Merlette and the author, drawning is by M. Parish and word processing is by M. Tersis, M. F. Leroy and E. Molin.

REFERENCES

Abel, O., 1901. — Les dauphins longirostres du Boldérien (Miocène supérieur) des environs d'Anvers. I. *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **1** : 1-95.

— 1902. — Les dauphins longirostres du Boldérien (Miocène supérieur) des environs d'Anvers. II. *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **2** : 99-190.

— 1905. — Les Odontocètes du Boldénien (Miocène supérieur) d'Anvers. *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **3** : 1-155.

— 1914. — Die Vorfahren der Bartenwale. *Denkschr. Akad. Wiss.*, Wuen, **90** : 155-244.

Addicot, W. O., 1976. — Neogene molluscan stage of Oregon and Washington. *In* : Fritsche, A. E., Ter Best Jr, H. and W. W. Wornardt (eds.), The Neogene Symp. Soc. Econ. Paleont. Mineralogists : 95-115.

Agassiz, J. L. R., 1848. — Extract from a letter from Agassiz to Dr Gibbes. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, **4** : 4.

Ameghino, F., 1892. — Énumération synoptique des espèces de Mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boln Acad. nac. Cien.*, Cordoba, **13** : 259-455.

Barnes, L. G. 1977. — Outline of Eastern North Pacific fossil Cetacean assemblages. *Syst. Zool.*, **25** : 321-343.

— 1984*a*. — Whales, Dolphin and Porpoises : origin and Evolution of the Cetacea. *In* : Broadhead, T. W. (ed.) Mammals notes for a short course organized by P. D. Gingerich and C. E. Badgley. Tennesse Univ., *Dept. Geol. Sci., Stud. Geol.*, **8** : 139-154.

— 1984*b*. — Fossil Odontocetes (Mammalia : Cetacea) from the Almejas Formation. Isla Cedros, Mexico. *PaleoBios*, **42** : 1-46.

— 1985. — Review of General Features of the Paleobiological evolution of Cetacea by G. A. Mchedlidze. *Mar. Mammal Sci.*, **1** : 90-93.

Barnes, L. G., D. P. Doming and C. E. Ray, 1985. — Status of studies on fossil marine mammals. *Mar. Mammal Sci.*, **1** : 15-53.

Benham, W. B., 1935. — Fossil Cetacea of New Zealand. Part III. The skull and other parts of the skeleton of *Prosqualodon hamiltoni* n. sp. *Trans. R. Soc. New Zealand*, **67** : 8-14.

Brandt, J. F., 1873. — Utersuchungen uber die fossilen und subfossilen Cetacean Europas. *Mém. Acad. imp. Sci.*, St. Petersbourg, **20** : 1-372.

Cabrera, A, 1926. — Cetáceos fósiles del Museo de La Plata. *Revta Mus. La Plata*, **29** : 363-411.

Capellini, G., 1903. — Avanzi di Squalodonte nella-arenaria di grumi dei Frati presso Schio. *Memorie R. Accad. Sci. Ist. Bologna*, Cl. Sci. fis., **10** : 437-445.

Caviglia, S. E., and R. E. Jorge, 1980. — *Preaulophyseter gualichensis* gen. et sp. nov. (Cetacea, Physeteridae) en el Terciario marino de Río Negro, República Argentina. *Actas 2 do Congr. argent. Paleont. y Bioestratigr. y 1 Congr. latino-amer. Paleont.*, **2** : 315-319.

Clarke, M. R., 1976. — Buoyancy control as a function of the spermaceti organ in the sperm whale. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **58** : 27-71.

Climo, F. M., and A. N. Baker, 1972. — A new shark-toothed Dolphin (Cetacea : Squalodontidae) from the Upper Oligocene of New Zealand. *J. R. Soc. New Zealand*, **2** : 61-68.

Cope, E. D., 1890. — The Cetacea. *Amer. Naturalist*, **24** : 599-616.

COSTA, O. G., 1856. — Paleontologia del regno di Napoli contenente la descrizione e figura di tutti gli avanzi organici fossili racchiusi nel suolo questo regno. Parte III. *Atti Accad. pont. Napoli*, **7** : 1-378.

DAL PIAZ, G., 1904. — *Neosqualodon*, nuovo genere della famiglia degli Squalodontidi. *Mém. Soc. Paléont. Suisse*, **31** : 1-19.

— 1916. — Gli Odontoceti del Miocene Bellunese. Introduzione generale. *Memorie Ist. geol. Univ. Padova*, **5** : i-vii.

— 1917. — Gli Otontoceti del Miocene Bellunese. Parti Quinta-decima *Cyrtodelphis, Acrodelphis, Protodelphinus, Ziphiodelphis, Scaldicetus. Memorie Ist. geol. Univ. Padova.*, publ. dal Prof. G. Dal Piaz, Allegato al vol. IV (1916) : 1-128.

DANOIS, E. LE, 1910. — Recherches sur l'anatomie de la tête de *Kogia breviceps* Blainville. *Archs Zool. exp. gén.*, **5** : 149-174.

DEPÉRET, Ch., 1887. — Recherches sur la succession des faunes de Vertébrés de la Vallée du Rhône. *Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, **4** : 45-313.

DU BUS, B. A. L., 1867. — Sur quelques Mammifères du Crag d'Anvers. *Bull. Acad. Sci. Belgique*, **2** : 562-577.

FABIANI, R., 1949. — Gli Odontoceti del Miocene inferiore della Sicilia. *Memorie Ist. geol. Univ. Padova*, **16** : 1-32.

FLYNN, T. T., 1948. — Description of *Prosqualodon davidii* Flynn, a fossil Cetacean from Tasmania, with a note on the microscopic tooth structure by J. Thorton carter. *Trans. zool. Soc. Lond.*, **26** : 153-197.

FRASER, F. C., and P. E. PURVES, 1960. — Hearing in cetaceans. Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent cetaceans. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Zool., **7** : 1-140.

GEMMELARO, M., 1920. — Il *Neosqualodon assenzae* Forsyth Major sp. del Museo della Universita di Palermo. *G. Sci. nat. econ. Palermo*, **32** : 121-153.

GERVAIS, P., 1853. — Description de quelques espèces de Phoques et de Cétacés. *Annls Sci. nat. Zool.*, **20** : 281-292.

— 1861. — Sur différentes espèces de vertébrés fossiles observées pour la plupart dans le Midi de la France. *Mém. Acad. Sci. Montpellier*, **16** : 117-132.

GILL, T., 1871. — Synopsis of the primary subdivision of the Cetaceans. *Proc. Essex Inst.*, Salem, Mass., 1871 : 121-127.

GRAY, J. E., 1850. — Catalogue of the specimens of Mammalia in the collections of the British Museum. Part I Cetacea. London, printed by order of the trustees, **12** : 1-153.

— 1866. — Catalogue of seals and whales in the British Museum. Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1866 : 1-402.

HALL, T. S., 1911. — On the systematic position of the species of *Squalodon* and *Zeuglodon* described from Australia and New Zealand. *Proc. R. Soc. Victoria*, **23** : 257-265.

HEYNING, J. E., 1989. — Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and a systematic revision among the families of extant Odontoceti. *Contr. Sci., Nat. Hist. Museum Los Angeles C.*, **405** : 1-64.

JOURDAN, C., 1861. — Description de restes fossiles de deux grands Mammifères constituant deux genres, l'un le genre *Rhizoprion* de l'ordre des Cétacés et du groupe des Delphinoides ; l'autre le genre *Dynocyon* de l'ordre des Carnassiers et de la famille des Canidés. *Annls Sci. nat. Zool.*, Sér. 4, **16** : 369-372.

KELLOGG, R., 1923. — Description of two squalodonts recently discovered in the Calvert Cliffs, Maryland ; and notes on the shark-toothed cetaceans. *Proc. U.S. natn. Mus.*, **62** : 1-69.

— 1925. — Additions to the Tertiary history of the pelagic mammals of the Pacific coast of North America. Part I. Two fossil physeteroid whales from California. *Publs Carnegie Instn*, **348** : 1-34.

— 1926. — Study of the skull of a fossil sperm whale from the Temblor Miocene of southern California. *Publs Carnegie Instn*, **346** : 1-22.

— 1928. — The history of whales, their adaptation to life in the water. *Q. Rev. Biol.*, **3** : 29-76.

— 1931. — Pelagic mammals from the Temblor Formation of the Kern River region, California. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, **19** : 217-397.

KERNAN, J. D., and H. von W. SCHULTZE, 1918. — Memoranda upon the anatomy of the respiratory tract, foregut and thoracic viscera of a foetal *Kogia breviceps*. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **38** : 231-267.

LEIDY, J., 1853. — Observation on extinct Cetacea. *Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia*, **6** : 377-378.

LORTET, L., 1887. — Note sur le *Rhizoprion bariensis* Jourdan. *Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, **4** : 1-7.

LYDEKKER, R., 1892. — On zeuglodont and other cetacean remains form the Tertiary of the Caucasus. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1892 : 558-564.

— 1894. — Contribution to the knowledge of the fossil vertebrates of Argentina. Part II. Cetacean skulls from Patagonia. *An. Mus. La Plata*, 1893 : 1-14.

MCHEDLIDZE, G. A., 1976. — Osnovnyye cherty paleobiologischeskoi istorii kitoobraznykh (Basic features of the paleobiological history of the Cetecea). Akad. Nauk. Gruzinskoi SSR, Inst. Paelobiol. « Metsniereba » press, 1-112 (in Russian with English summary).

— 1984. — General features of paleobiological evolution of Cetacea. Russian translation, *Prem printing Press*, Lucknow (India), **23** : 1-139.

MOORE, J. C., 1968. — Relationships among the living genera of beaked whales with classification diagnose and keys. *Fieldiana, Zool.*, **53** : 209-289.

MORENO, F. P., 1892. — Noticias sobre algunos cetáceos fósiles y actuales de la República Argentina. *Revta Mus. La Plata*, **3** : 381-400.

MUIZON, C. DE, 1983. — Un Ziphiidae (Cetacea) nouveau du Pliocène inférieur du Pérou. *C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris*, **297** : 85-88.

— 1984. — Les Vertébrés de la Formation Pisco (Pérou). Deuxième partie : Les Odontocètes (Cetacea, Mammalia) du Pliocène inférieur de Sud-Sacaco. *Trav. Inst. fr. Et.tud. andines*, **27** : 1-188. *In* : Rech. sur Civ., Mém. 50, ADPF Paris.

— 1985. — Nouvelles données sur le diphylétisme des Dauphins de rivière (Odontoceti, Cetacea, Mammalia) *C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris*, **301** : 359-361.

— 1987. — The affinities of *Notocetus vandenedeni*, an Early Miocene platanistoid (Cetacea, Mammalia) from Patagonia, Southern Argentina. *Am. Mus. Novitates*, **2904** : 1-27.

— 1988*a*. — Le polyphylétisme des Acrodelphidae, odontocètes longirostres du Miocène européen. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., **10**, section C, (1) : 31-88.

— 1988*b*. — Les Vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Troisième partie : Les Odontocètes (Cetacea, Mammalia) du Miocène. *Trav. Inst. fr. Et. andines*, **42** : 1-244. *In* : Rech. sur Civ., Mém. 42, ADPF Paris.

— 1988*c*. — Les relations phylogénétiques des Delphinida. *Annls Paléont.*, (54), **74** : 115-183.

MYRICK, A. C., 1979. — Variation, taphonomy and adaptation of the Rhabdosteidae (= Eurhinodelphidae) (Odontoceti, Mammalia) from the Calvert Formation of Maryland and Virginia. Ph. D. Diss. Univ. California, Los Angeles, 1-437, Univ. of Microfilms Intern. Ann Arbor, Michigan.

PAQUIER, V., 1894. — Étude sur quelques cétacés du Miocène. *Trav. Lab. Géol. Univ. Grenoble*, **3** : 373-397.

PILLERI, G., 1985. — The Miocene Cetacea of the Belluno sandstones (Eastern Southern Alps). *Mem. Sci. Geol.*, **36** : 1-87.

— 1986. — Beobachtungen and den Fossilen Cetacean des Kaukasus. PILLERI ed., Waldau-Bern (Suisse) p. 1-40.

PROBST, J., 1886. — Uber die fossilen Reste von Zahnwalen (Cetodonten) aus der Molasse von Baltringen. O A Laupheim. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Wurtt.*, **42** : 102-145.

RAVEN, H. C., and W. K. GREGORY, 1933. — The spermaceti organ and nasal passages of the sperm whale (*Physeter catodon*) and other odontocetes. *Am. Mus. Novitates,* **677** : 1-18.

ROTHAUSEN, K., 1968. — Die systematische Stellungsder europaischen Squalodontidae (Odontoceti, Mammalia). *Palaeont. Z.,* **42** : 83-104.

SCHENKKAN, E. J., and P. E. PURVES, 1973. — The comparative anatomy of the nasal tract and the function of the spermaceti organ in the Physeteridae (Mammalia, Odontoceti). *Bijdr. Dierk.,* **43** : 93-112.

SIMPSON, G. G., 1945. — The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.,* **85** : 1-350.

TRUE, F. W., 1909. — A new genus of fossil cetaceans from Santa Cruz Territory, Patagonia ; and description of a mandible and vertebrae of *Prosqualodon. Smithson. misc. Collns,* **52** : 441-456.

WILSON, L. E., 1935. — Miocene marine mammals from the Bakersfield region, California. *Bull. Peabody Mus. nat. Hist.,* **4** : 1-143.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990 (1991),
section C, n°s 3-4 : 327-349.

Nouveaux Insectes Neuroptéroïdes fossiles de l'Oligocène de France (Neuroptera et Megaloptera)

par André NEL

Résumé. — Nous décrivons plusieurs Planipennes fossiles du Tertiaire français : *Ascaloptynx oligocenicus* n. sp. (Ascalaphidae), Nemopteridae Nemopterinae Stenonemiini genre et espèce *incertae sedis*, Myrmeleontidae ou Nemopteridae famille *incertae sedis*, *Pararchiconis quievreuxi* n. gen., n. sp. (Coniopterygidae), *Drepanepteryx* sp. *incertae sedis* (Hemerobiidae), *Sialis* sp. *incertae sedis*, Sialidae genre *incertae sedis* (adulte et larve). La liste commentée des Ascalaphidae fossiles est donnée.

Mots-clés. — Neuroptera — Ascalaphidae — *Ascaloptynx oligocenicus* n. sp. — Nemopteridae — Stenonemiini genre et espèce *incertae sedis* — Myrmeleontidae — Coniopterygidae — *Pararchiconis quievreuxi* n. gen., n. sp. — Hemerobiidae — *Drepanepteryx* sp. *incertae sedis* — Melagoptera — Sialidae — *Sialis* sp. *incertae sedis* — fossiles — Cénozoïque — France — *Ricartus edwardsi* (Oustalet, 1870) (= Insecta ordre *incertae sedis*, nov. stat.).

Abstract. — We describe several fossil Plannipennia from the Tertiary of France : *Ascaloptynx oligocenicus* n. sp. (Ascalaphidae), Nemopteridae Nemopterinae Stenonomiini genus and species *incertae sedis*, Myrmeleontidae or Nemopteridae family *incertae sedis*, *Pararchiconis quievreuxi* n. gen., n. sp. (Coniopterygiidae), *Drepanepteryx* sp. *incertae sedis* (Hemerobiidae), *Sialis* sp. *incertae sedis*, Sialidae genus *incertae sedis* (adult and larva). The commented list of the fossil Ascalaphidae is given.

Key-words. — Neuroptera — Ascalaphidae — *Ascaloptynx oligocenicus* n. sp. — Nemopteridae — Stenonemiini gen. and sp. *incertae sedis* — Myrmeleontidae — Coniopterygidae — *Pararchiconis quievreuxi* n. gen., n. sp. — Hemerobiidae — *Drepanepteryx* sp. *incertae sedis* — Megaloptera — Sialidae — *Sialis* sp. *incertae sedis* — fossils — Cenozoïc — France — *Ricartus edwardsi* (Oustalet, 1870) (= Insecta ordre *incertae sedis*, nov. stat.).

A. NEL, *avenue Gassion, F-13600 La Ciotat.*

Les Névroptères fossiles sont relativement rares, en particulier dans les gisements d'origine lacustre du Cénozoïque.

Des groupes comme les Ascalaphidae, les Nemopteridae ou les Coniopterygidae ne sont connus à l'état fossile que par moins d'une dizaine d'espèces.

Nous avons découvert, au cours de ces trois dernières années, quelques fossiles inédits de Névroptères dans le Tertiaire de France. D'autre part l'examen de la collection QUIÉVREUX d'Insectes fossiles de l'Oligocène d'Alsace, déposée à l'Institut de Paléontologie du Muséum

national d'Histoire naturelle, nous a permis de retrouver et d'étudier quelques Névroptères récoltés par Quiévreux entre 1935 et 1940 dans des gisements aujourd'hui inaccessibles. La plupart de ces fossiles appartiennent à des espèces nouvelles dont voici la description.

NEUROPTERA

Famille : Ascalaphidae

Sous-famille : Haplogleniinae Newmann, 1853

Tribu : Verticillecerini Orfila, 1949

Genre : **ASCALOPTYNX** Banks, 1915

Ascaloptynx oligocenicus n. sp.

Holotype : Spécimen n° IPM-R.07718 (collection Nel), Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle.

Derivatio nominis : D'après l'âge oligocène du fossile.

Âge et gisement : Oligocène, Stampien supérieur, laminites de Cereste, Alpes-de-Haute-Provence, France.

Présentation : Empreinte d'un très bel Ascalaphidae presque complet, vu de dessus, les quatre ailes étalées de part et d'autre du corps. Des débris des pattes sont visibles mais l'abdomen manque. Les antennes, la tête et le thorax sont nettement visibles. La tête est marron clair, les antennes sont marron très clair avec les massues plus sombres. Le thorax est marron foncé. Les ailes sont entièrement hyalines, sans trace de coloration.

Description

Nous utiliserons la notation de News (1984) pour la nervuration alaire.

Tête : Yeux entiers, non divisés par un sillon transversal, larges de 1,5 mm et longs de 2,7 mm, écartés de 1,4 mm. Longueur de la tête : 2,94 mm, largeur : 4,9 mm. Une touffe de longs poils noirs est visible entre les antennes; poils longs de 0,8 à 0,9 mm. Longueur d'une antenne : 27,45 mm, largeur à la base : 0,2 mm. Longueur de la massue antennaire : 2,94 mm, largeur : 1,18 mm. La massue antennaire est piriforme, « pearshape » (News, 1984), à extrémité arrondie. Quelques petits poils existent sur la massue. Le reste est glabre. L'extrémité de l'antenne peut atteindre le niveau du bord costal de l'aile antérieure, à 26 mm de la base de l'aile et à 15,5 mm du point de jonction de Sc et R_1, à 56 % de la longueur de l'aile.

Thorax : Longueur : 6,27 mm, largeur : 5,29 mm. Le thorax est velu sur ses bords mais glabre sur sa partie médiane.

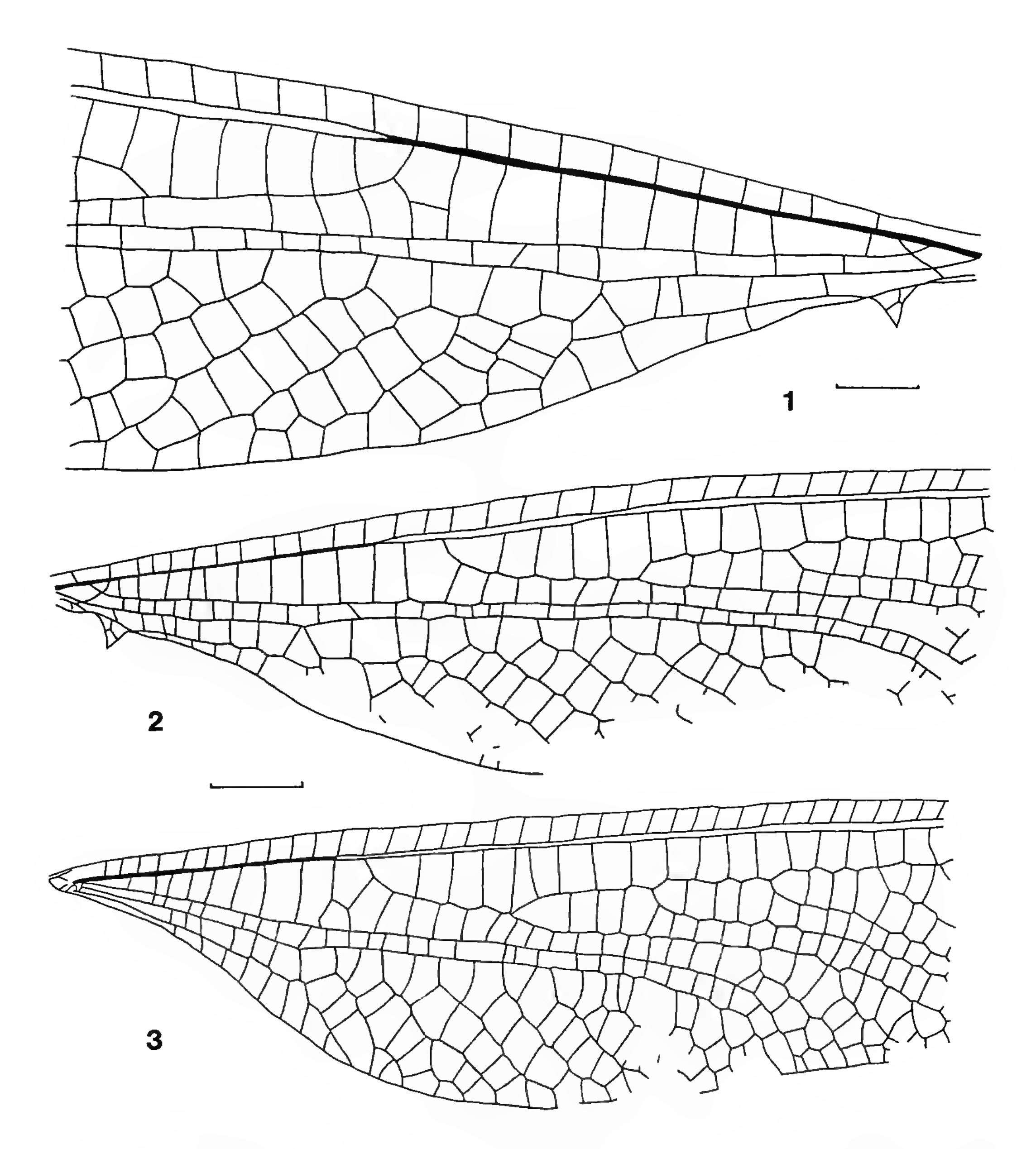


Fig. 1-3. — *Ascaloptynx oligocenicus* n. sp., holotype (IPM-R.07718) : schémas de la base de l'aile antérieure gauche (1), de la base de l'aile antérieure droite (2) et de la base de l'aile postérieure droite (3). (Échelles : 1 = 2 mm ; 2 et 3 = 3 mm.)

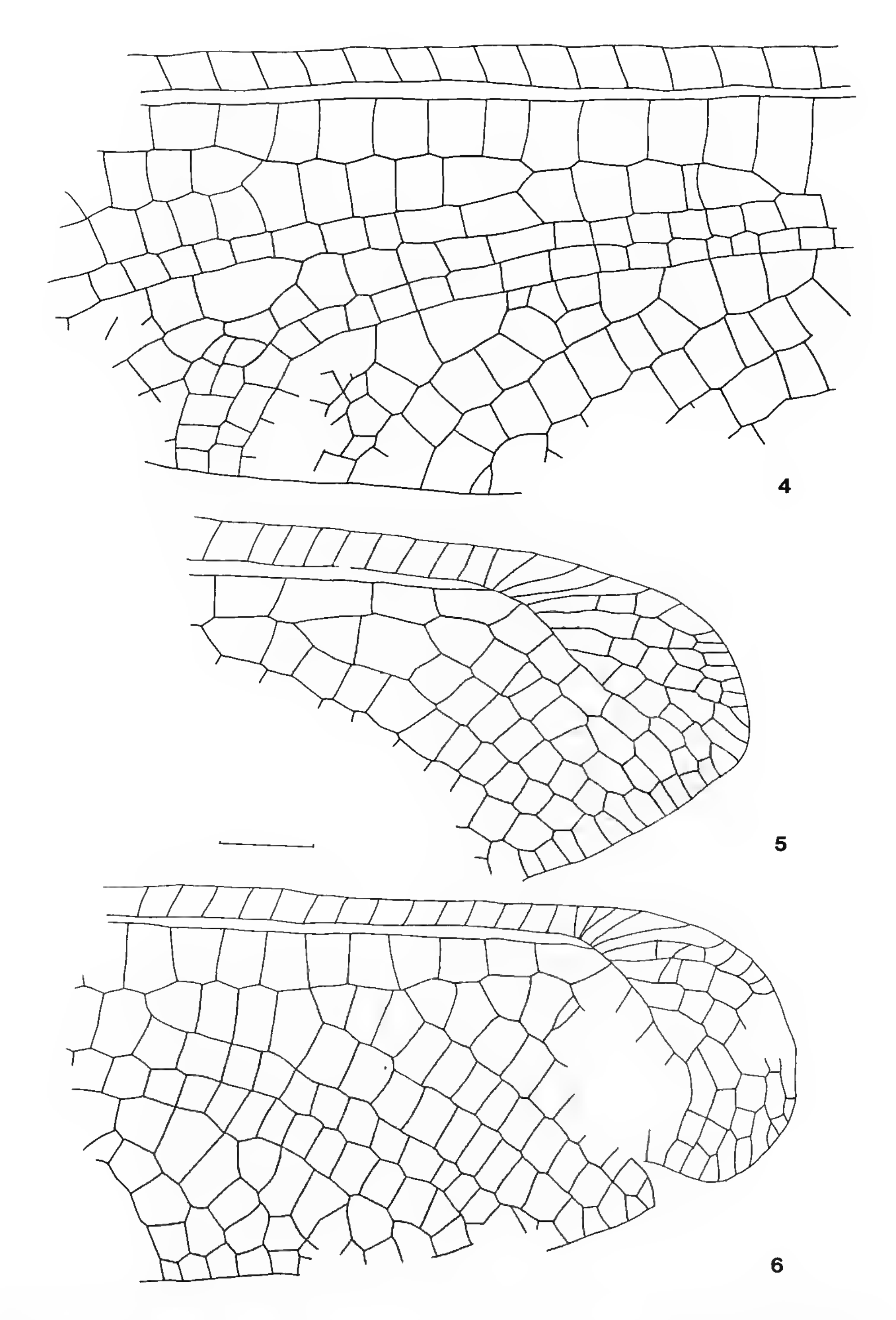
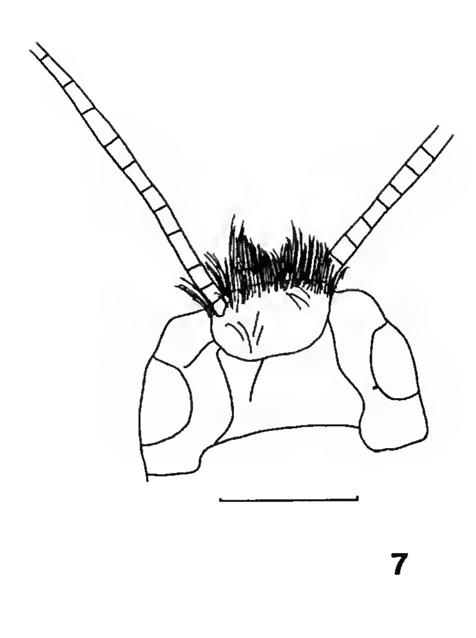


FIG. 4-6. — *Ascaloptynx oligocenicus* n. sp., holotype (IPM-R.07718) : schémas de la partie médiane de l'aile antérieure gauche (4), de l'apex de l'aile antérieure droite (5) et de l'apex de l'aile postérieure droite (6). (Échelle = 2 mm.)



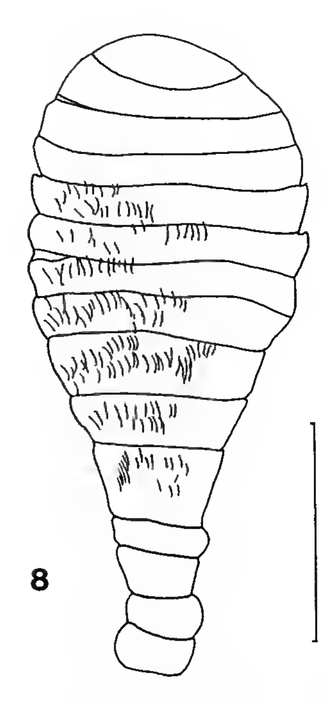


FIG. 7 et 8. — *Ascaloptynx oligocenicus* n. sp., holotype (IPM-R.07718) : schémas de la tête (7) et de la massue antennaire (8). (Échelles : 7 = 2 mm ; 8 = 1 mm.)

Aile antérieure : Longueur : 46 mm, largeur : 10 mm. Présence d'un appendice étroit, aigu et long à la base du bord anal (notation WEELE, 1908 : 80), « prominent axillary angle » (PENNY, 1981). Longueur de l'appendice anal : 1,03 mm, largeur : 0,24 mm. CuA se sépare en deux branches nettes, à 9,02 mm de la base de l'aile. La nervure oblique entre MP et CuA est bien visible, située à une cellule et demie du point précédent. MP et la branche supérieure de CuA sont droites, longuement parallèles, puis assez brusquement coudées et arrivent à angle droit sur le bord ventral de l'aile, à 33,4 mm de la base. La branche inférieure de CuA est assez irrégulière, longue de trois à quatre cellules, zigzagante (longueur : 3,2 mm). Le champ anal, entre CuP et le bord ventral de l'aile, est très réduit, formé d'une seule rangée de petites cellules, et se rétrécit très rapidement proximalement. CuP touche presque le bord ventral près de l'appendice anal. Une seule rangée de cellules entre CuP et CuA. Écart maximal entre CuP et CuA : 1,18 mm. Le champ cubital (entre les deux branches de CuA) est long et assez large (présence de huit à dix rangs de cellules entre la branche supérieure de CuA et le bord ventral de l'aile ; distance entre la branche supérieure de CuA et le bord ventral de l'aile : 5,1 mm. La nervure R_s + MA naît à 14,2 mm de la base de l'aile et à 4,5 mm distalement (à 4 cellules) du point de séparation des deux branches de CuA. R_s présente cinq branches parallèles qui atteignent le bord ventral de l'aile. Les nervures du champ costal sont distribuées de façon régulière, au nombre de quarante environ, entre la base et le point apical de fusion entre Sc et R_1. Largeur du champ costal : 0,78 mm. Champ apical large, « Apical field » (NEWS, 1984).

Distance entre le point de fusion de Sc avec R_1 et l'apex : 6,47 mm. Le champ apical présente sept à huit nervures et cinq à six rangs de cellules. Apex de l'aile arrondi.

Aile postérieure : Longueur : 41,5 mm, largeur : 9 mm. MP_2 se sépare en deux branches nettes, à 9,5 mm de la base de l'aile. MP_1 et la branche supérieure de MP_2 longuement parallèles, droites puis coudées près du bord ventral et atteignant celui-ci à angle droit. CuA fusionne avec la branche inférieure de MP_2, de sept à huit rangs de cellules entre la branche supérieure de MP_2 et le bord ventral de l'aile. Le champ médian est long et large (largeur : 4,51 mm). La branche inférieure de MP_2 est courte. La nervure CuP + 1A est apparemment absente, non visible. Si cette nervure existe, elle doit être extrêmement réduite à la base de l'aile. Le champ entre CuA et le bord ventral de l'aile (champ cubito-anal) est très étroit, large d'une seule rangée de cellules. R_s + MA naît à 10,4 mm de la base et à 1,96 mm du point de séparation des deux branches de MP_2 (à deux cellules de ce point, distalement). R_s présente six branches qui atteignent le bord ventral de l'aile. Les nervures du champ costal sont régulièrement distribuées, au nombre de 42 entre la base et le point apical de fusion de Sc avec R_1. Largeur du champ costal : 0,78 mm. Champ apical large avec six à huit rangs de cellules et sept à huit nervures. Apex de l'aile arrondi.

Discussion

Par ses yeux entiers, non divisés par un sillon transversal, ce fossile doit être rapproché de la sous-famille Haplogleniinae Newmann, 1853 (= Holophthalminae Weele, 1908) (= Verticillecerinae Orfila, 1949) (= Neuroptynginae) (Weele, 1908 ; Orfila ; 1949 ; Aspöck, Aspöck & Hölzel, 1980 ; Penny, 1981). Ses ailes très étroites à leur base, pratiquement pétiolées, avec un appendice anal aux antérieures, permettent de le rapprocher sans ambiguïté des Verticillecerini Orfila, 1949 (Orfila, 1949 ; Penny, 1981).

Les Verticillecerini néarctiques et néotropicaux comprennent les genres *Verticillecerus* Weele, 1908, *Neohaploglenius* Penny, 1980, et *Ascaloptynx* Banks, 1915.

Les Verticillecerini asiatiques comprennent les genres *Protidricerus* Weele, 1908, *Idricerus* Mac Lachlan, 1871, et *Ptyngidricerus* Weele, 1908.

Ceux d'Afrique comprennent les genres *Neocampylophlebia* Weele, 1908, *Cormodophlebia* Weele, 1908, *Melambrotus* Mac Lachlan, 1871, *Neomelambrotus* Weele, 1908, *Protmesibasis* Weele, 1908, *Balanopteryx* Karsch, 1889, *Amaeridops* Karsch, 1889, et *Tmesibasis* Mac Lachlan, 1871. Ce groupe est actuellement absent d'Europe.

Le spécimen IPM-R.07718 s'écarte nettement des trois genres asiatiques par ses ailes postérieures aux champs cubito-anaux très étroits (caractère relativement apomorphe).

Il s'écarte du genre *Neocampylophlebia* par le même caractère, mais aussi par ses nervures du champ costal non groupées mais régulièrement espacées (caractère probablement plésiomorphe).

Les autres genres africains se rapprochent de ce fossile par leurs ailes nettement « pétiolées », aux champs anaux très réduits. *Amaeridops* s'en écarte par ses nervures du champ costal réunies par groupes de deux ou trois, ainsi que par ses antennes très longues (apomorphies relatives). *Tmesibasis* s'en écarte par ces mêmes caractères mais aussi par les apex des ailes pointus, non arrondis dans ce genre (apomorphie relative). *Balanopteryx* s'en écarte pas ses appendices anaux des antérieures très courts, peu développés. *Protmesibasis* s'en

écarte par ses champs médians (entre les deux branches de MP_2) très étroits (avec trois rangs de cellules). *Melambrotus* s'en écarte aussi par le même caractère ainsi que par sa nervure MP_2 dont la branche ventrale est mal définie. *Neomelambrotus* ne possède pas de nervures CuA définies ni de division de MP_2.

Le spécimen IPM-R.07718 se rapproche nettement du genre malgache *Cormodophlebia*. Il ne s'en écarte, pour ce qui concerne les caractères connus et comparables, que par ses antennes nettement moins longues ; les antennes de *C. pulchra* Weele, 1908, atteignent presque le niveau du point de fusion apical de Sc et de R_1 des ailes antérieures. De plus, les ailes de ce fossile sont hyalines alors que celles de *C. pulchra* sont ornées de brun ; ce dernier caractère n'est probablement que d'ordre spécifique.

Parmi les genres américains, *Verticillecerus* s'écarte de ce fossile par ses antennes avec une touffe de longs poils à leur base et, comme *Neohaplogenius*, par l'existence d'une nervure CuP + 1A à l'aile postérieure. Le genre *Ascaloptynx*, connu par les trois espèces néarctiques *A. appendiculatus* (Latreille), *A. juvenilis* (Mac Lachlan, 1871) et *A. furciger* (Mac Lachlan, 1891), paraît très proche de ce fossile : il n'existe pas de différence appréciable entre les nervurations des *Ascaloptynx* et celles de ce fossile, mis à part les caractères suivants : chez les *Ascaloptynx*, les branches ventrales de CuA (aux antérieures) et de MP_2 (aux postérieures) sont nettement plus courtes (elles bordent deux à trois cellules des champs cubital et médian) et moins bien définies que chez ce fossile (chez lequel elles bordent quatre à cinq cellules des champs cubital et médian) ; d'autre part, chez les *Ascaloptynx* actuels, les cellules apicales du champ costal, au niveau du point de fusion de Sc avec R_1, sont dédoublées ; elles sont simples chez ce fossile.

Enfin, ce fossile a des proportions alaires et antennaires semblables à celles des *Ascaloptynx*.

Ainsi, mis à part ces différences dans la nervuration, différences insuffisantes pour caractériser un nouveau genre, le genre *Ascaloptynx* apparaît, à la suite de cette étude, comme le plus proche, connu, de ce fossile. *Cormodophlebia* possède aussi une nervuration très voisine de celle de ce fossile mais s'en écarte nettement par ses antennes. Les caractères conservés de ce fossile sont tous compatibles avec une attribution au genre *Ascaloptynx*. En l'absence d'arguments contraires, une telle attribution est donc légitime.

Parmi les Ascalaphinae, il existe plusieurs genres possédant des champs anaux très réduits aux quatre ailes avec des appendices anaux aux ailes antérieures (genres *Ascalorphne* Banks, 1915, *Pseudoptynx* Weele, 1908, *Nephoneura* Mac Lachlan, 1871, *Glyptobasis* Mac Lachlan, 1871, par exemple) ; aucun de ces genres ne ressemble à ce fossile par la nervuration. En effet, mis à part le genre *Glyptobasis*, tous ces genres ont une nervure MP_2 non divisée aux postérieures. *Glyptobasis* diffère de ce fossile par la présence d'une nervure CuP + 1A nette aux postérieures.

En conclusion, d'après la classification actuelle des Ascalaphidae, ce fossile doit être rapproché du genre *Ascaloptynx*, au sein des Haplogleniinae. Il ne possède aucune affinité apparente avec les Ascalaphinae. Nous le rangeons donc dans le genre *Ascaloptynx*. Il appartient à une espèce nettement différente des *Ascaloptynx* actuels connus. Les différences existantes ne nous paraissent pas justifier, pour l'instant, la création d'un nouveau genre.

DIAGNOSE D'*Ascaloptynx oligocenicus* n. sp. : Cette espèce diffère des espèces actuelles par ses branches inférieures des nervures CuA (ailes antérieures) et MP_2 (ailes postérieures) bien définies, presque

droites, longues et bordant quatre à cinq rangs de cellules. Les nervures du champ costal sont toutes simples jusqu'au point de fusion apical de Sc avec R_1.

Implications paléobiogéographiques

La présence de ce fossile, très proche des *Ascaloptynx* actuels, démontre que les Verticillericini existaient déjà à l'Oligocène et sont probablement très anciens.

Le genre *Ascaloptynx* est actuellement strictement néarctique. Sa présence dans l'Oligocène d'Europe peut s'expliquer de la façon suivante : ce genre était présent dans l'ancien continent Europe-Amérique du Nord du Crétacé-Paléogène inférieur, et s'est maintenu en Europe (au moins jusqu'à la fin du Paléogène) après l'ouverture de l'Atlantique nord et en Amérique du Nord jusque dans l'Actuel. La découverte de ce fossile démontre qu'il est possible de trouver, d'étudier et d'utiliser des Ascalaphes fossiles pour une meilleure connaissance de l'histoire de ce groupe.

Liste commentée des autres Ascalaphidae fossiles

Borgia proavus (Hagen, 1858) ; Navas, 1913.

= *Ascalaphus proavus* Hagen, 1858.
= *Suphalasca proavus* (Hagen, 1858) ; Hagen, 1866.

Âge et gisement : Oligocène supérieur, Stösschen, vallée du Rhin, Allemagne.

La localisation du type de cette espèce nous est inconnue.

Cette espèce est beaucoup plus petite qu'*Ascaloptynx oligocenicus* n. sp. Hagen (1866) puis Navas (1913) la rangent parmi les Suphalacsisni Welle, 1908. La description et la figure originales de Hagen (1858 : 125-126, pl. 25) sont peu précises. Ce fossile pourrait aussi bien appartenir aux Suphalacsini qu'aux Haplogeniinae. Seule, une révision du type permettrait de préciser sa position systématique.

Ricartus edwardsi (Oustalet, 1870) ; Navas, 1913.

= *Ascalaphus edwardsi* Oustalet, 1870.
= Insecta, ordre *incertae sedis* nov. stat.

Âge et gisement : Oligocène supérieur, Saint-Gérand-le-Puy, France.

Ce fossile est un des rares insectes connus conservés dans du Tuf (Nel & Blot, 1990).

Le type devrait se trouver dans la collection de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (collection Milnes-Edward), mais nous ne l'y avons pas retrouvé. Il est probablement perdu. Navas (1913) pense que ce fossile pourrait ne pas être un Ascalaphidae mais un Ephemeroptera. La description et la figure d'Oustalet (1870 : 93-94, pl. 2 : fig. 8 et 9) sont insuffisantes pour attribuer ce fossile à un ordre précis d'Insectes. Mac Leod (1970 : 153) estime que la création des deux genres *Borgia* Navas, 1913, et *Ricartus* Navas, 1913 « has no present value as the fossils have never been restudied in the light of the modern classification of the family ».

Neadelphus protae Mac Leod, 1970.

ÂGE ET GISEMENT : Éocène supérieur, ambre de la Baltique.

Cette espèce est connue par une larve. Sa position systématique au sein des Ascalaphidae demeure incertaine d'après MAC LEOD (1970 : 158) : « I do not believe that the inadequate state of our knowledge of the larvae of this family permits any more definite taxonomic assignment of *N. protae* at this time. »

Cratopteryx robertosantssi Martins-Neto & Vulcano 1989.

ÂGE ET GISEMENT : Crétacé inférieur, Aptien supérieur, Chiapada do Araripe, Formaçao Santana, nord-est du Brésil.

Ce fossile est le plus ancien représentant connu de la famille Ascalaphidae. Son état de conservation imparfait interdit toute attribution précise au sein de cette famille. MARTINS-NETO & VULCANO (1989) l'ont considéré comme appartenant à une « subfamilia incerta ».

WEIDNER (1958) a décrit un « Ascalaphidarum Genus, Species larva » de l'ambre balte, que MAC LEOD (1970) a révisé. Cet auteur le considère comme un « *Pronymphes* sp. (larva) » (?).

RICE (1969) décrit un Neuroptera fossile de la base du Crétacé supérieur, *Palaeoleon ferrogeneticus* Rice, 1969, du Labrador (Canada), qu'il rapproche des Ascalaphidae et des Stilbopterygidae, mais il le considère comme un Myrmeleontoidea dont les affinités sont incertaines.

Famille : NEMOPTERIDAE

Sous-famille : NEMOPTERINAE Navas, 1910

Tribu : STENONEMIINI Orfila, 1955

Nemopteridae, Nemopterinae Stenonemiini gen. et sp. *incertae sedis*

Spécimen n° IPM-R.54246 (n° 740, collection QUIÉVREUX), Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle.

ÂGE ET GISEMENT : Oligocène inférieur, mines de potasse, puits Anna, banc de la couche inférieure de potasse (QUIÉVREUX *in litt.*), Haut-Rhin, France.

PRÉSENTATION : Fragment d'une aile. Seule, la partie centrale est conservée. L'étude nous amène à considérer qu'il s'agit d'une aile antérieure de Nemopteridae. Nous utiliserons la nomenclature de la nervuration de HÖLZEL (1975 : 50).

DESCRIPTION

Aile hyaline. Longueur de la partie conservée : 14 mm, longueur totale probable : 20 mm environ, largeur maximale : 7,8 mm. Certaines nervures, en particulier celles du champ costal, sont couvertes de microtriches longues de 0,15 mm. Le champ costal contient de très

nombreuses nervures transverses : vingt-cinq nervures régulièrement réparties sont conservées dans la partie visible du champ costal jusqu'au point de fusion de Sc avec R_1. Pas de cellule hypostigmatique allongée sous le point de fusion de Sc avec R_1. R_s naît en position assez distale, à plus de sept cellules du point de séparation des branches de CuA. La première branche de R_s se détache de R_s à 2,05 mm (2 cellules) de la naissance de R_s. R_s présente au moins cinq branches parallèles qui rejoignent le bord ventral de l'aile. Ces branches sont régulièrement disposées et seulement écartées de deux cellules à leurs origines. Il n'existe qu'un seul rang de cellules entre R_1 et R_s sur toute la partie visible de l'aile. La première branche de R_s est simple, presque droite, faiblement mais régulièrement courbée. Il n'existe qu'une seule rangée de cellules entre cette branche et M, sur toute la partie conservée. Le champ entre R_s et M est donc très étroit et sans branches secondaires de R_s. M et CuA sont longuement parallèles, régulièrement mais modérément courbées. Le champ entre les deux branches de CuA est particulièrement large. Il existe sept à huit rangs de cellules entre CuA et le bord ventral de l'aile, et plus de dix nervures secondaires entre les deux branches de CuA. La base de l'aile n'étant pas conservée, la forme de CuP nous est inconnue.

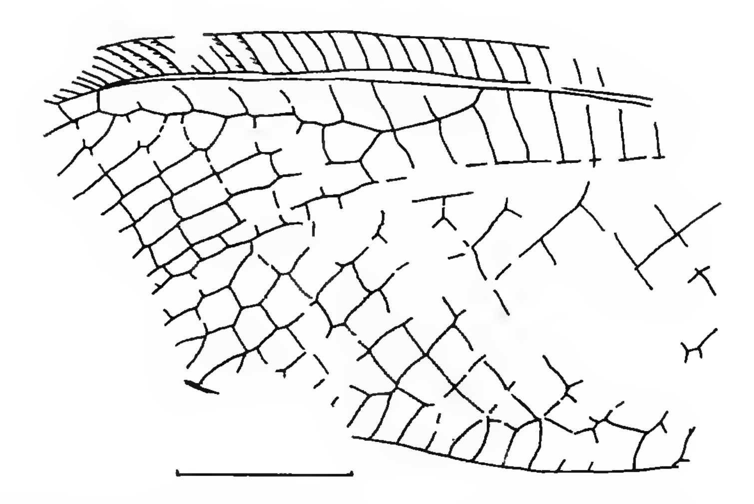


FIG. 9. — Schéma de l'aile du spécimen IPM-R.54246, Nemopteridae Nemopterinae Stenonemiini genre et espèce *incertae sedis*. (Échelle = 2 mm.)

DISCUSSION

Cette aile est celle d'un Myrmeleontoidea. QUIÉVREUX, en 1934, avait communiqué ce fossile à ESBEN-PETERSEN qui (*in litteris*) le rapprochait des Ascalaphidae et du genre *Helicomitus* Mac Lachlan, 1871. Nous ignorons sur quels critères ESBEN-PETERSEN basait cette attribution générique. Cette aile ne rappelle absolument pas celles des *Helicomitus* actuels : son champ cubital est beaucoup trop large, sa nervure R_s naît en position trop distale par comparaison avec les espèces actuelles de ce genre. D'autre part, si de nombreux genres d'Ascalaphidae possèdent des champs cubitaux larges et des écarts réguliers de deux ou trois

cellules entre les branches de R_s + MA (par exemple, les genres *Byas* Rambur, 1842, *Amoea* Lefebre, 1842, ou *Cordulecerus* Rambur, 1842), aucun des Ascalaphidae connus ne possède un champ entre MA et MP (R_s et M, ici) aussi étroit que celui de ce fossile (Weele, 1908 ; Penny, 1981 ; News, 1984). Il est donc très peu probable que ce fossile soit un Ascalaphidae.

Le même argument nous permet d'écarter également les Stilbopterygidae (Weele, 1908).

En fait, ce n'est que parmi les Nemopteridae que se rencontrent des Insectes dont la nervuration ressemble dans le détail à celle de ce fossile (par exemple, les genres *Nemopterella* Banks, 1910, *Nemopistha* Navas, 1910, ou *Kirbynia* Navas, 1912) (Navas, 1912).

Le très grand développement du champ cubital de ce fossile nous permet de le rapprocher des Nemopterinae Navas, 1910, et de l'écarter des Crocinae Navas, 1910. De plus, le fait que cette aile soit hyaline et que ses nervures M et CuA soient faiblement courbées nous permet de la rapprocher des Stenonemiini Orfila, 1955 (Navas, 1910 ; Orfila, 1954). Au sein de cette tribu, si certains genres comme *Stenorrachus* Mac Lachlan, 1886, semblent pouvoir être écartés par la structure des branches de R_s (Acker, 1958), de nombreux genres ont une nervuration très proche de celle de ce fossile (par exemple *Nemopterella* Banks, 1910, *Lertha* Navas, 1910, *Nemopistha* Navas, 1910, *Kirbynia* Navas, 1912, *Parasicyoptera* Tjeder, 1974, ...).

Comparaison avec les Nemopteridae fossiles connus

Cette famille est particulièrement mal connue à l'état fossile puisque seulement deux genres sont connus, du Crétacé : *Roesleria* Martins-Neto & Vulcano, 1989, et *Megalopteryx* Martins-Neto & Vulcano, 1989 (sous-famille des Roesleriinae Martins-Neto & Vulcano, 1989), du Crétacé inférieur (Aptien) du nord-est du Brésil. D'autre part, un seul genre cénozoïque est connu : *Marquettia* Navas, 1913, avec deux espèces : *M. americana* (Cockerell, 1907), et *M. metzeli* (Pierce & Kirby, 1959) (Carpenter, 1960).

Le spécimen IPM-R.54246 s'écarte des deux genres du Crétacé par son champ cubital très large et ses nervures du champ radial nombreuses et régulièrement disposées. Ces deux genres du Crétacé semblent d'ailleurs plus proches des Crocinae que des Nemopterinae.

Si *Marquettia* peut être rapproché des Nemopterinae, le spécimen IPM-R.54246 s'écarte de ce genre par son nombre de branches de R_s nettement plus faible (plus de neuf branches pour *Marquettia americana*, plus de sept pour *Marquettia metzeli*, pas plus de six branches pour le spécimen IPM-R.54246).

Ce fossile n'appartient donc certainement pas à une des espèces fossiles déjà connues. Son état très fragmentaire nous interdit de l'attribuer à un genre précis au sein des Stenonemiini.

Remarques d'ordre paléogéographique et paléoclimatique

Cette aile est, à notre connaissance, le premier Nemopteridae fossile connu de la région paléarctique.

Les Stenonimiini actuels sont principalement connus d'Afrique, d'Asie Mineure, d'Amérique du Sud et par une espèce de l'est du Bassin méditerranéen (Bulgarie) : *Lertha ledereri* (Selys, 1887). Ils sont actuellement inconnus de la région d'où provient ce fossile. L'aire de répartition de cette tribu était certainement plus étendue dans le Cénozoïque qu'actuellement. Le présence de ce fossile suggère aussi l'existence d'un climat nettement plus chaud que l'Actuel, dans la région de la vallée du Rhin, à l'Oligocène.

Seule la découverte d'autres Nemopteridae fossiles permettrait de préciser l'histoire et le centre de dispersion de cette famille.

Myrmeleontidae ou Nemopteridae famille *incertae sedis*

Spécimen n° IPM-R.54245 (n° 2001, collection QUIÉVREUX), Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle.

ÂGE ET GISEMENT : Oligocène inférieur, mines de potasse, puits Anna, banc d'argile de la couche inférieure de potasse, Haut-Rhin, France.

PRÉSENTATION DU FOSSILE : Les deux tiers apicaux d'une aile qui est partiellement recouverte par la roche.

DESCRIPTION

Longueur de la partie conservée : 14 mm, longueur probable d'environ 20 mm, largeur probable d'environ 3,7 mm. L'aile est couverte de petites taches sombres qui sont plutôt concentrées sur les nœuds des nervures de la partie apicale de l'aile. Elle est aussi couverte de microtriches le long des nervures. Certaines microtriches permettent de suivre le parcours de certaines portions de nervures couvertes par la roche. Largeur du champ costal : 0,6 mm. Dix-sept nervures régulièrement disposées sont conservées dans le champ costal. La région de l'aile située entre R_s et R_1, sous le niveau du point de fusion entre Sc et R_1, est très détériorée. Il semble qu'il n'y ait pas de cellule hypostigmatique allongée (interprétation donnée dans la figure 10), mais nous n'avons aucune certitude absolue sur ce point. R_s naît à 2,4 mm du niveau du point de séparation des deux branches de CuA. La première branche de R_s est simple et presque droite. Il n'existe qu'une seule rangée de cellules entre cette branche de R_s et M. R_s ne possède que cinq branches principales. M et CuA sont longuement parallèles et presque droites. Le champ cubital, entre les deux branches de CuA, contient sept nervures secondaires parallèles. Il est large. La base de l'aile n'est pas conservée.

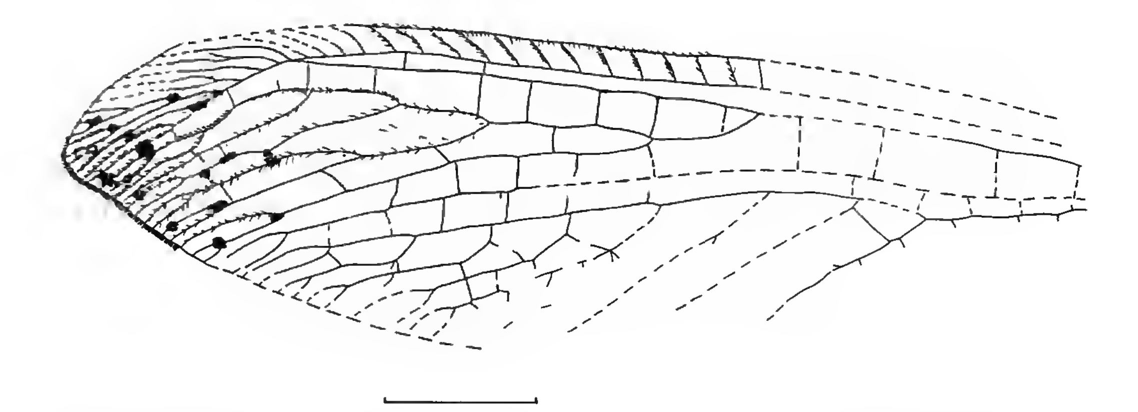


FIG. 10. — Schéma de l'aile du spécimen IPM-R.54245, Myrmeleontidae ou Nemopteridae famille *incertae sedis*. (Échelle = 2 mm.)

Discussion

Ce fossile appartient indubitablement à une espèce différente de la précédente (n° IPM-R.54246) : cette aile est beaucoup plus petite, moins large ; sa nervure R_s présente moins de branches, M et CuA sont beaucoup plus droites.

Ce fossile peut être écarté des Ascalaphidae et des Stilbopterygidae par son champ entre M et la première branche de R_s, et par le grand développement de la branche inférieure de CuA.

Il nous est impossible de déterminer si ce fossile doit être rapproché des Nemopteridae ou des Myrmeleontidae. S'il possède une cellule hypostigmatique allongée, il doit être rapproché des Myrmeleontidae ; sinon, il peut aussi être un Nemopteridae.

Tant qu'un spécimen mieux conservé n'aura pas été découvert, ce fossile ne peut être considéré que comme un Myrmeleontidae ou un Nemopteridae *incertae sedis*.

Pour l'instant, sa présence démontre seulement l'existence d'une paléofaune de Névroptères assez variée dans la couche de la potasse d'Alsace.

Famille : Coniopterygidae

Sous-famille : Aleuropteryginae Enderlein, 1905

Tribu : Fontenelleini

Genre : **PARARCHICONIS** n. gen.

Espèce-type : *Pararchiconis quievreuxi* n. sp., Oligocène inférieur, France.

Derivatio nominis : De *para* et *Archiconis* = genre voisin de *Archiconis*.

Diagnose : Genre appartenant aux Aleuropteryginae Fontenelleini, très voisin du genre de l'Éocène supérieur *Archiconis* Enderlein, 1930, de l'ambre de la Baltique. Il en diffère par deux caractères des ailes antérieures : nervure R_{4+5} plus proche de R_{2+3} que de M_{1+2} ; elle ne ressemble donc pas à une branche de M. Les nervures transverses entre Sc et R_1 et entre R1 et Rs sont dans des positions très proximales, la branche entre R_1 et Rs arrive sur Rs avant la séparation de R_{2+3} et R_{4+5}. Une seule espèce.

Pararchiconis quievreuxi n. sp.

Holotype : Spécimen n° IPM-R.54244 (n° 1232, collection Quiévreux), Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle.

Derivatio nominis : Espèce dédiée à M. F. Quiévreux, paléoentomologiste qui a découvert le type.

Âge et gisement : Oligocène inférieur, mine de potasse Anna, banc d'argile au Mur de C (Quiévreux, *in litt.*), Haut-Rhin, Alsace, France.

Présentation du fossile : Un Insecte presque complet que Quiévreux a pu décoller de la roche et qu'il a inclus dans du Baume du Canada, sur une lame de verre. Les faces dorsale et ventrale de l'animal sont donc visibles. Ses antennes sont bien conservées. Le corps et la tête sont écrasés, détériorés, peu de leurs caractères sont conservés. L'abdomen est très détérioré. L'aile antérieure gauche est en bon état ainsi

que la partie costo-apicale de l'aile antérieure droite. Les ailes postérieures sont en grande partie pliées longitudinalement. Seule leur partie costale est utilisable.

DESCRIPTION

Nous utiliserons la nomenclature de la nervuration employée par MEINANDER (1972).

Ailes antérieures : Longueur : 2,3 mm, largeur : 0,9 mm. Ailes hyalines. Sc est épaissie à la base de l'aile et une nervure transverse basale dans le champ costal entre Sc et C est (difficilement) décelable. Il nous est impossible de déterminer exactement le nombre des nervures basales du champ costal. Sc_2 est strictement parallèle à Sc_1 et ne la rejoint pas. Sc_2 rejoint R_1 dans une position nettement distale par rapport à la branche transverse entre R_1 et Rs. Cette branche transverse est à peine indiquée par un léger coude de R_1 et rejoint R_s avant sa division en R_{2+3} et R_{4+5}. R_{4+5} ne ressemble pas exactement à une branche antérieure de M car elle est située plus près de R_s que de M, mais la nervure transverse entre M et R_{4+5} est oblique comme la partie basale de R_{4+5}. La disposition de R_{4+5} est analogue à celle rencontrée chez l'espèce actuelle *Spiloconis notata* (Navás, 1926) (MEINANDER, 1972 : 143, fig. 79). Rs naît à 0,8 mm de la base de l'aile. Deux épaississements sont nettement visibles sur la nervure M, portant chacun une très petite macrotriche. Ces deux épaississements encadrent les insertions des nervures transverses
$M\text{-}Cu_1$ et $R_s\text{-}M$, et sont distants de 0,2 mm. Les transverses $M\text{-}Cu_1$ et $R_s\text{-}M$ sont assez éloignées (0,13 mm). Présence d'une nervure transverse $Cu_1\text{-}Cu_2$. Il semble qu'il y ait deux transverses entre Cu_2 et A_1. Les transverses entre A_1 et A_2 ne sont pas visibles. L'extrême base de l'aile est mal conservée et peu utilisable. Cu_1 et Cu_2 sont deux nervures pratiquement droites, en particulier Cu_2 ne présente aucune sinuosité ni aucun coude.

Ailes postérieures : Longueur : 1,9 mm, largeur : 0,6 mm environ. Seule la partie costale de l'aile est utilisable. R_1 et Sc sont strictement parallèles sur tout leur parcours. La branche inférieure de Sc (Sc_2) rejoint R_1 dans une position nettement distale par rapport à la branche transverse entre R_1 et Rs. Le point d'insertion de Rs sur R_1 n'est pas présent sur la partie conservée de l'aile et se trouve donc à la base de celle-ci. Le reste de l'aile est inutilisable.

Tête : Elle a été fortement écrasée et déformée, elle n'est pas dans sa position naturelle mais mise à plat, ce qui explique sa forme triangulaire. Les insertions des antennes sont bien visibles, situées dans une région nettement plus claire que le reste de la tête, presque transparente, qui correspond à une zone non sclérifiée. Il s'agit de la fontanelle caractéristique des Fontenelleini (MEINANDER, 1972 : 19). Une trentaine de segments antennaires sont visibles ; ils sont petits, aussi longs que larges, dépourvus de longs poils. Leur pilosité, si elle existe, est si discrète qu'elle est invisible avec un grossissement de 80 fois. Le thorax et l'abdomen sont trop détériorés pour être utilisables. Longueur du corps : 2,2 mm ; longueur de la tête : 0,45 mm ; largeur de la tête : 0,5 mm ; longueur de l'abdomen : 0,6 mm, largeur : 0,4 mm ; longueur du thorax : 0,65 mm, largeur : 0,6 mm.

DISCUSSION

QUIÉVREUX avait attribué (mention manuscrite sur le fossile) ce fossile aux Embioptera. Tous les caractères de sa nervuration permettent de le ranger sans ambiguïté parmi les Névroptères Coniopterygidae.

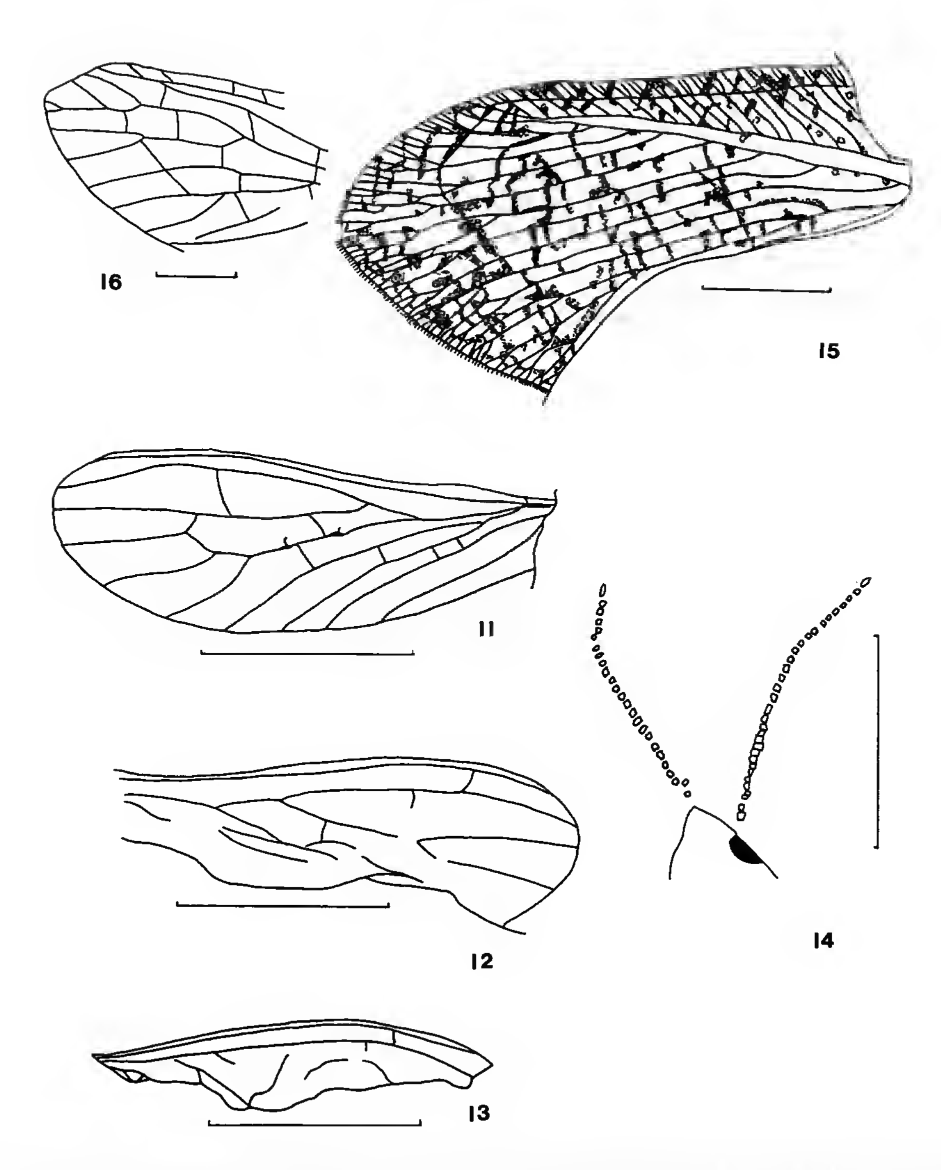


FIG. 11-16. — 11-14, *Pararchiconis quievreuxi* n. gen., n. sp., holotype (IPM-R.54244), schémas de l'aile antérieure gauche (11), de l'aile antérieure droite (12), de l'aile postérieure droite (13) et de l'extrémité de la tête (14) ; 15, *Drepanepteryx* sp. *incertae sedis*, spécimen IPM-R.54243, schéma de l'aile antérieure ; 16, *Sialis* sp. *incertae sedis*, spécimen IPM- R.54247, schéma de l'aile. (Échelles : 11-14 = 1 mm ; 15-16 = 2 mm.)

La présence de deux nervures transverses radio-médianes, de deux macrotriches sur M aux ailes antérieures et le branchement très proximal de R_s sur R_1 aux postérieures permettent de l'attribuer aux Aleuropteryginae (MEINANDER, 1972 : 35-36).

Cette sous-famille est divisée en trois tribus : Fontenelleini, Coniocompsini et Aleuropterygini. La présence d'une fontanelle sur la tête est une synapomorphie suffisante pour l'attribuer aux Fontenelleini. D'autre part, l'absence de longs poils sur les antennes et le parallélisme des deux branches de Sc permettent d'écarter les Coniocompsini. L'absence de sinuosité de la nervure Cu_2 et le fait que R_{4+5} ne ressemble pas vraiment à une branche antérieure de la médiane, l'éloignent des Aleuropterygini.

Parmi les Aleuropteryginae, cette position relativement ambiguë de la nervure R_{4+5} ne se rencontre que chez certains Fontenelleini (par exemple *Spiloconis notata* ou *Pseudoconis maculipennis*). Ce fossile doit donc être rapproché des Fontenelleini.

Dans cette tribu, neuf genres sont connus : *Archiconis* Enderlein, 1930, fossile de l'ambre balte, et les genres actuels *Cryptoscena* Enderlein, 1914, *Paraconis* Meinander, 1972, *Helicoconis* Enderlein, 1905, *Spiloconis* Enderlein, 1907, *Vartiana* Aspöck & Aspöck, 1965, *Neoconis* Enderlein, 1929, *Pampoconis* Meinander, 1972, et *Pseudoconis* Meinander, 1972.

Parachiconis quievreuxi s'écarte nettement des genres *Pseudoconis* et *Vartiana* par la structure de R_{4+5} et de M. Il s'éloigne de *Paraconis* et de *Cryptoscena* par la présence des deux épaississements porteurs d'une soie sur M, et des genres *Helicoconis*, *Spiloconis* et *Neoconis* par l'écart considérable qui existe entre les nervures transverses Rs-M et $M\text{-}Cu_1$.

Le genre *Pampoconis* s'écarte nettement de ce fossile par la position relative des nervures Rs-M, $M\text{-}Cu_1$ et des épaississements de M, ainsi que par la structure de la base de R_{4+5}.

Par contre, chez *Archiconis electrica* Enderlein, 1930, la disposition des nervures R_s-M, M-Cu et des épaississements de M est identique à celle de *Pararchiconis*, mais la position de R_{4+5} est différente entre ces deux fossiles : R_{4+5} ressemble vraiment à une branche de M chez *Archiconis* (Enderlein, 1930 : 111, fig. 2).

La principale différence entre *Pararchiconis* et les autres Fontenelleini est la disposition des nervures entre Sc_1 et R_1 et entre R_1 et R_s. En effet, chez les Fontenelleini, la transverse entre R_1 et R_s arrive sur R_{2+3} alors que, chez *Pararchiconis*, elle arrive sur R_s avant la séparation de R_{2+3} avec R_{4+5}. Ce caractère se retrouve chez certains Coniopteryginae comme *Incasemidalis peruviensis* Meinander, 1972, ou *Neosemidalis nervalis* Meinander, 1972, ou chez des Aleuropterygini comme *Heteroconis maculata* Meinander, 1969, mais il est très particulier chez un Fontenelleini.

Pararchiconis est donc bien un genre différent des autres Coniopterygidae connus.

Remarque d'ordre paléobiogéographique

Les genres actuels de Fontenelleini sont dispersés sur pratiquement tous les continents : *Cryptoscena* est australo-papou, *Paraconis* est connu de Bornéo, *Helicoconis* est holarctique et afrotropical, *Spiloconis* est indo-malais, australo-papou et probablement malgache, *Vartiana* se rencontre en Asie-Mineure, *Neoconis* en Amérique, *Pampoconis* en Argentine, *Pseudoconis*, enfin, en Afrique du Sud.

La présence de plusieurs Fontenelleini fossiles dans le Paléogène d'Europe (*Archiconis electrica* de l'ambre balte et *Pararchiconis quievreuxi* n. sp. de la potasse d'Alsace) n'a donc rien d'étonnant. L'aire de répartition actuelle de cette tribu suggère qu'elle devait être représentée sur tous les continents dès le Crétacé supérieur. Deux Fontenelleini sont d'ailleurs connus du Crétacé de Sibérie et du Liban : *Glaesoconis cretica* Meinander, 1975, et *Glaesoconis fadiacra* Whalley, 1980.

D'autre part, la présence de deux genres holarctiques actuels interdit d'utiliser *Pararchiconis quievreuxi* n. sp. dans une reconstitution de paléoclimat pour le gisement de la potasse d'Alsace.

Liste des Coniopterygidae fossiles

Meinander (1972, 1975) puis Whalley (1980) ont révisé les Coniopterygidae fossiles connus.

Sous-famille Aleuropteryginae Enderlein, 1905

Archiconiocompsa prisca Enderlein, 1910 (ambre éocène de la Baltique). Ce genre a une « intermediate position between Aleuropterygini and Coniocompsini » (Meinander, 1972 : 34).

Archiconis electrica Enderlein, 1930 (ambre éocène de la Baltique). Ce genre est rangé parmi les Fontenelleini par Meinander (1972 : 34).

Glaesoconis cretica Meinander, 1975 (ambre crétacé, Coniacien-Santonien, Sibérie).

Glaesoconis fadiacra Whalley, 1980 (ambre crétacé, Aptien ou Neocomien, Liban). Ce genre est rangé parmi les Fontenelleini par Meinander (1975) et Whalley (1980).

Pararchiconis quievreuxi n. sp. (Oligocène inférieur, Haut-Rhin, France).

Archiconiopteryx liasina (Handlirsch, 1906) (Jurassique inférieur, Lias supérieur, Allemagne). Ce genre est attribué par Enderlein (1909) aux Coniopterygidae. Meinander (1972 : 34) le range parmi les Aleuropteryginae puis, en 1975, considère que sa position systématique est encore incertaine.

Juranioconiopteryx zherichini Meinander, 1975 (Jurassique supérieur, Thitonique, Karatau, Kazakstan, URSS). Ce genre est rangé parmi les Aleuropterygini par Meinander (1975).

Sous-famille Coniopteryginae Burmeister, 1839

Coniopteryx enderleini Meunier, 1910 (Copal subfossile, âge indéterminé, Togo). Meinander (1972 : 34) considère que la position générique de ce fossile est incertaine.

Coniopteryx timidus (Hagen, 1856) (ambre éocène de la Baltique) (Meinander, 1975).

Heminiphetica fritschi Enderlein, 1930 (ambre éocène de la Baltique).

Semidalis copalina Meunier, 1910 (Copal subfossile, âge indéterminé, Madagascar).

Hemisemidalis sharovi Meinander, 1975 (ambre éocène de la Baltique).

Les Coniopteryginae sont donc beaucoup moins bien représentés à l'état fossile que les Aleuropteryginae. Le très petit nombre de fossiles connus interdit de tirer des conclusions de ce fait. La majeure partie des fossiles provient des ambres et copals puisque seulement deux espèces sont connues avec certitude de sédiments lacustres. Ce phénomène est dû aux problèmes de fossilisation de ces organismes délicats dans ces sédiments et aussi à leur très petite taille qui les fait négliger par les collecteurs de fossiles.

Famille : Hemerobiidae

Drepanepteryx sp. *incertae sedis*

Spécimen n° IPM-R.54243 (n° 178 Murat, collection Nel), Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle.

Âge et gisement : Reuvérien, Pliocène supérieur, diatomites vulcano-sédimentaires, Sainte-Reine, Murat, Cantal, France.

Présentation : La partie apicale d'une aile isolée. Toute la base manque. L'aile a conservé ses dessins et sa coloration d'origine.

Description

Longueur de la partie conservée : 8,8 mm ; largeur de l'aile : 5,2 mm ; longueur probable de l'aile : 16 mm environ. Le champ costal est très large (1,4 mm de largeur), il s'agit donc certainement d'une aile antérieure. Sc et R_1 sont séparées sur toute leur longueur (écart maximal : 0,2 mm), mais se rapprochent près de l'apex de l'aile. Le champ costal contient un très grand nombre de nervures transversales parallèles qui sont fourchues près du bord costal de l'aile. Il apparaît ainsi une sorte de pseudo-nervure formée par l'alignement des bases des fourches de ces nervures parallèles. De la radiale naissent directement au moins huit branches parallèles formant le champ radial. Pratiquement toutes les nervures du champ radial naissent directement de la radiale. Trois séries complètes de nervures transverses nettement visibles traversent ce champ radial. La série externe s'incurve pour rejoindre la pseudo-nervure du champ costal. La série médiane rejoint R_1. La série interne n'est que partiellement conservée. L'apex de l'aile est arrondi. L'aile est entièrement bordée par une série densément serrée de petites nervures parallèles. La partie ventrale de l'aile est garnie de poils noirs longs de 0,08 mm.

Discussion

Malgré son état fragmentaire, les affinités de ce fossile peuvent être limitées à peu de genres d'Hemerobiidae par le très grand nombre de nervures présentes dans sa partie apicale : *Megalomus* Rambur, 1842, *Drepanepteryx* Leach, 1815, *Drepanacra* Tillyard, 1916 et *Neuromena* Mc Lachlan, 1869.

Parmi ces genres, seul *Drepanepteryx* possède, comme ce fossile, trois rangées de nervures transverses et un aussi grand nombre de nervures radiales issues directement de R_1 dans son champ radial, en particulier dans la région apicale (Nakahara, 1960).

Nous attribuerons donc ce fossile au genre *Drepanepteryx*. Comme le reste de son corps n'est pas conservé, il n'est pas certain que ce fossile n'appartienne pas à un genre fossile inédit, proche de *Drepanepteryx*. Seule, la découverte de spécimens mieux conservés permettrait de conclure sur ce point. Il est pour l'instant inutile de nommer ce fossile. Le genre *Drepanepteryx* est connu actuellement de l'Europe et du Japon : sa présence dans le Pliocène européen n'est donc pas étonnante.

MEGALOPTERA

Famille : Sialidae

Sialis sp. *incertae sedis*

Spécimen n° IPM-R.54247 (n° 109, Saint-Bauzile, collection Nel), Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle.

Âge et gisement : Turolien, Miocène supérieur, volcano-sédimentaire, diatomites, carrière de la montagne d'Andance, Saint-Bauzile, Privas, Ardèche, France.

Présentation du fossile : La partie apicale d'une aile isolée, empreinte et contre-empreinte.

Description

Longueur de la partie conservée : 10 mm, largeur : 4,6 mm ; longueur probable : 11 mm. Écart maximal entre Sc et R_1 : 0,4 mm ; largeur maximale du champ costal : 0,5 mm. Champ costal mal conservé. La nervure R_3 est fourchue et présente deux nervures marginales accessoires. R_2 simple. R_{4+5} fourchue, M_{1+2} simple, M_{3+4} fourchue. Deux nervures costales visibles en avant du point de contact de Sc avec R_1. Presque toutes les nervures sont noires, seule la base de M (nervure MP) (Adams, 1958) est beaucoup plus claire comme chez les espèces actuelles. L'aile est couverte de petits points noirs (glandes ?) et est nettement enfumée sur tout son bord apico-ventral.

Discussion

La structure de la radiale et de la médiane permet de ranger ce fossile dans le genre *Sialis* sans ambiguïté (Lestage, 1927). Cette aile ne diffère pas fondamentalement des autres ailes fossiles de *Sialis* connus, mais son état fragmentaire ne permet pas une réelle comparaison avec ces autres *Sialis* fossiles (Illies, 1967 ; Nel, 1988).

Elle prouve malgré tout que les Sialidae étaient présents dans le lac à diatomées de la montagne d'Andance, mais ils devaient être nettement plus rares que dans le gisement pliocène de Sainte-Reine (Murat, Cantal, France), où plus d'une dizaine de spécimens de *Sialis muratensis* Nel, 1988 et un spécimen de *Proindosialis cantalensis* Nel, 1988, sont connus.

Sialidae genre *incertae sedis*

Spécimen n° IPM-R.54329 (collection Nel), Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle.

Âge et gisement : Sommet du Pontien ou base du Plaisancien, Mio-Pliocène, volcano-sédimentaire, diatomites, mont Charay, Privas, Ardèche, France,

Présentation : Un fragment costo-apical d'une aile isolée (momie).

Description

Longueur de la partie conservée : 5 mm. Le point de fusion de Sc avec R_1 ainsi que le départ de R_2, le début de R_3 et celui de R_{4+5} sont visibles. La structure apicale de R_3 n'est pas visible. Il est impossible de savoir si cette nervure est simple ou fourchue et donc d'attribuer ce fossile à un genre précis. Le champ costal est plus sombre que le reste de l'aile.

Remarque : Nous avons découvert très récemment deux autres fragments d'ailes de Sialidae dans le même gisement.

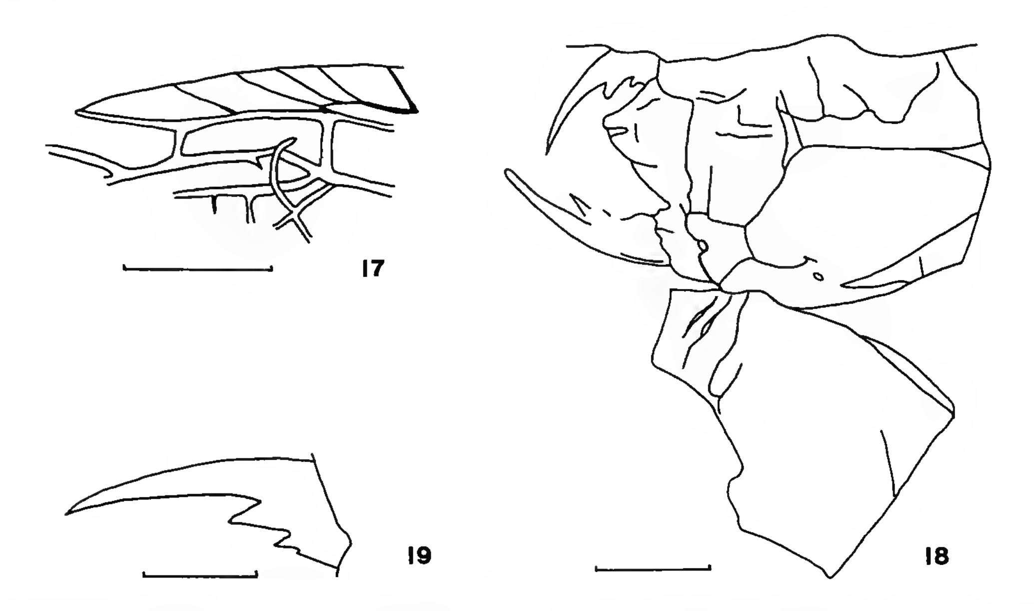


Fig. 17-19. — 17, Sialidae genre *incertae sedis*, spécimen IPM-R.54329, schéma de l'aile ; 18 et 19, Megaloptera famille *incertae sedis*, probablement Sialidae, schémas du spécimen IPM-R.54237 (larve) (18) et de sa mandibule (19). (Échelles : 17 = 2 mm ; 18 = 1 mm ; 19 = 0,5 mm.)

Megaloptera famille *incertae sedis*

Probablement un Sialidae, larve.

Spécimen n° IPM-R.54327 (collection Nel), Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle.

Âge et gisement : Sommet du Pontien ou extrême base du Plaisancien, Mio-Pliocène, volcano-sédimentaire, diatomites, mont Charay, Privas, Ardèche, France.

Présentation : La tête et le premier segment thoracique d'une larve, en vue dorsale.

Description

La tête et le thorax sont marron plus ou moins foncé par places. Les mandibules sont marron très foncé, presque noires, longues de 1,5 mm. Elles possèdent quatre dents. La première est très forte et très aiguë, longue de 0,9 mm. Longueur de la seconde dent : 0,25 mm, de la troisième : 0,125 mm et de la quatrième : 0,01 mm. Ces mandibules ne diffèrent de celles de *Sialis fuliginosus* Linné actuel que par la présence de cette quatrième petite dent. Le labre est nettement visible. La tête porte une suture en Y sur sa face dorsale. Les antennes ne sont pas conservées. Seules, leurs insertions sont visibles, près des mandibules.

Discussion

D'après les clés de détermination de Brues & Melander (1932) et de Weidner (1958), les larves de Sialidae ne diffèrent de celles des Corydalidae que par le nombre de leurs branchies abdominales et par l'absence ou la présence d'un filament terminal à l'apex de l'abdomen. Ces caractères ne sont pas visibles sur ce fossile. Il nous est donc impossible de l'attribuer avec une absolue certitude aux Sialidae plutôt qu'aux Corydalidae, bien que la structure de ses mandibules le rapproche plutôt des Sialidae.

La découverte récente de ces quatre Megaloptera dans le gisement de diatomites du mont Charay, après plus de trois ans de recherches, prouve qu'il faut être très prudent lorsqu'il s'agit de tirer des conclusions d'ordre paléoécologique de l'absence supposée d'un groupe dans un gisement. Les Megaloptera et plus particulièrement les Sialidae semblent être présents dans pratiquement tous les gisements de diatomites, de l'Oligocène au Pliocène, d'Europe occidentale. Leur absence ou leur très grande rareté dans les gisements de types différents (laminites, varves, calcaires en plaquettes) du Paléocène au Miocène n'en est que plus remarquable (gisements de Monteils, Camoins-les-Bains, Céreste, Aix-en-Provence, Bois d'Asson, Œningen, Radoboj...) : aucun Megaloptera n'est signalé parmi des récoltes de plusieurs milliers d'Insectes fossiles dans chacun de ces gisements.

Cette rareté n'est certainement pas due à une absence hypothétique des Megaloptera en Europe pendant le Paléogène puisque ce groupe est connu du Mésozoïque et de l'Oligocène (*Proindosialis beskonakensis* Nel, 1988, de l'Oligocène terminal de Turquie). Cette situation ne peut s'expliquer que de deux façons différentes : 1) les restes de Megaloptera (larves et adultes) ne se sont pas fossilisés bien que ces animaux aient été présents dans ces gisements : cette hypothèse est peu vraisemblable car les Insectes dont les tissus sont plus fragiles que ceux des Megaloptera (Lepidoptera, Trichoptera...) sont connus de ces gisements ; 2) les Megaloptera étaient absents ou rarissimes dans ces milieux ; les causes éventuelles de ces absences ne sont pas déterminées ; seule, une meilleure connaissance de la fréquence relative des Megaloptera dans les divers types de lacs actuels permettrait de conclure sur ce point.

Conclusion

La grande rareté des Planipennes fossiles est la principale cause de la mauvaise connaissance phylogénique de ce groupe.

Une recherche systématique de ces fossiles permettrait de découvrir des spécimens tout à fait étudiables et de préciser la paléobiogéographie et l'histoire de ces Insectes.

Ces fossiles peuvent, dans de nombreux cas, apporter des renseignements sur les paléoclimats et la paléoécologie des gisements.

TRAVAUX CONSULTÉS

Acker, Th. S., 1958. — The comparative morphology of *Stenorrhachus walkeri* (Mac Lachlan) and of *Nemopterella* sp. (Neuroptera : Nemopteridae). *Microentomology*, **23** : 106-114, fig. 7-22.

Adams, P. A., 1958. — The relationship of the Protoperlaria and the Endopterygota. *Psyche*, **65** : 115-127.

Aspöck, H., U. Aspöck & H. Hölzel, 1980. — Die Neuropteren europas. Vol. 1, Goecke and Evers Krefeld : 1-495.

Banks, N., 1915. — Two new names in the Ascalaphidae (Neuroptera). *Ent. News*, **26** : 350.

Brues, C. T., & A. L. Melander, 1932. — Classification of Insects. A key to the known families of Insects and other terrestrial Arthropods. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **73** : 1-619.

Carpenter, F. M., 1960. — Fossil Nemopteridae (Neuroptera). *Psyche*, **66** : 20-24, fig. 1, pl. 1.

Cockerell, T. D. A., 1907. — Some old world types of Insects in the Miocene of Colorado. *Science*, **26** : 446-447.

Cowley, J., 1941. — Two new generic names in the Nemopteridae. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **7** (11) : 121-126.

Enderlein, G., 1930. — Die Klassifikation der Coniopterygiden auf Grund der recenten und fossilien Gattungen. *Arch. Klassifikatorische Phylogenetische Ent.*, **1** (2) : 98-114.

Hagen, H. A., 1858. — *Ascalaphus proavus* aus der Rheinischen Braunkohle. *Paleontographica*, **5** : 125-126, Tab. XXV.

— 1866. — Hemerobidarum Synopsis synonymica. *Stettin. ent. Ztg.*, **27** : 369-464.

Hölzel, H., 1975. — Revision der Netzflügler-Unterfamilie Crocinae (Neuroptera, Nemopteridae). *Ent. Germ.*, **2** (1) : 44-97, fig. 1-182.

Illies, J., 1967. — Megaloptera and Plecoptera aus den jungpliozänen Süssurassermergeln von Willershausen. *Ber. naturhist. Ges. Hannover*, **111** : 47-55.

Kimmins, D. E., 1950. — Some new african Ascalaphidae. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **12** (3) : 242-252, 9 fig.

Lestage, J. A., 1927. — La faune entomologique indo-chinoise. 2. Les Mégaloptères, 2e partie. *Annls Soc. ent. Belg.*, **67** : 91-119.

Mac Leod, E. G., 1970. — The Neuroptera of the Baltic amber. 1. Ascalaphidae, Nymphidae and Psychopsidae. *Psyche*, **77** (2) : 147-180.

Martins-Neto, R. G., & M. A. Vulcano, 1989. — Neuroptera (Insecta — Planipennia) of the Santana formation (Lower Cretaceous), Araripe Bassin, northeastern Brazil. II. Superfamily Myrmeleontoïdea. *Revta bras. Ent.*, **33** (2) : 367-402.

Meinander, M., 1972. — A revision of the family Coniopterygidae (Planipennia). *Acta zool. fenn.*, **136** : 1-357.

— 1975. — Fossil Coniopterygidae. *Notul. ent.*, **55** : 53-57.

Nakahara, W., 1960. — Systematic studies on the Hemerobiidae. *Mushi*, **34** (1) : 1-69.

NAVAS, L., 1910. — Monografia de los Nemopteridos (Insectos Neuropteros). *Mems R. Acad. Cienc. Artes Barcelona,* **3** (8) : 341-403.

— 1912. — Neuroptera Fam. Nemopteridae. Genera Insectorum, 136e fascicule, Neuroptera. Bruxelles, P. WYTSMAN ed. : 1-23, pl. I-III.

— 1913. — Sinopsis de los Ascalaphidos. *Archos Inst. Cienc.*, Barcelona, **1** (3) : 1-98, 2 pl.

— 1927. — Nemopterido (Ins. Neur.) nuevo de America. *Revta Soc. ent. argent.*, (1), **3** : 3-4, pl. 1.

NEL, A., 1988. — Les Sialidae (Megaloptera) fossiles des diatomites de Murat (Cantal, France) et de Bes-Konak (Anatolie, Turquie). *Neuroptera int.*, **5** (1) : 39-44.

NEL, A., & P. BLOT, 1990. — Paléoentomologie de la paléotufière éocène de Sézanne (Marne, France) (Insecta Odonata, Trichoptera, Hemiptera, Diptera). *Ent. gall.*, **2** (I) : 26-31.

NEWS, T. R., 1984. — Revision of the australian Ascalaphidae (Insecta Neuroptera). *Aust. J. Zool.*, Suppl., **100** : 1-86.

ORFILA, R. N., 1949. — Notas criticas sobre Ascalaphidae. *An. Soc. cient. arg. Secc. S. Fé,* **148** : 187-194.

— 1954. — Un nuevo Nemopteridae (Neuroptera) americano con una sinopsis de la familia. *Revta Soc. ent. argent.,* **17** ; 29-32, fig. 1-3.

OUSTALET, E., 1870. — Recherches sur les Insectes fossiles des terrains tertiaires de la France. Première partie. Insectes fossiles de l'Auvergne. *Annls Soc. géol.,* **2** : 1-178, pl. 1-6.

PENNY, N. D., 1981. — Review of the generic level classification of the New world Ascalaphidae (Neuroptera). *Acta amazonica,* **11** (2) ; 391-406, fig. 1-11, cartes 1-3.

PIERCE, W. D., & R. M. KIRKBY, 1959. — Fossil Insects from Montana. 1. A new fossil Nemopterid (Neuroptera). *Bull. Soc. Calif. Acad. Sci.,* **58** (1) : 47-50, pl. 16.

QUIÉVREUX, F., 1935. — Esquisse du monde vivant sur les rives de la lagune potassique. *Bull. Soc. ind. Mulhouse,* mars 1935 : 1-27, pl. 1-5.

RICE, H. M. A., 1969. — An antlion (Neuroptera) and a stonefly (Plecoptera) od cretaceous age from Labrador, Neurfondland. *Geol. Surv. Can.*, paper 68-65 : 1-11.

TJEDER, B., 1972. — Two necessary alterations in long-established genus nomenclature in Ascalaphidae (Neuroptera). *Ent. Scand.,* **3** : 153-155.

— 1974. — Nemopteridae from the Island of Socotra (Neuroptera) with descriptions of two genera. *Ent. Scand.,* **5** (3-4) : 291-299, fig. 1-23.

— 1980. — Ascalaphidae from Senegal and the Gambia. *Ent. Scand.,* **11** (4) : 401-412, fig. 1-39.

WEELE,VAN DER, 1908. — Ascalaphiden. Monographisch Bearbeitet. Coll. zool. du Baron Edm. de Selys Longchamps. 1908 (8) : 1-326, 2 Taf.

WEIDNER, H., 1958. — Einige interessante Insekctenlarven aus der Bernsteininklusen. Sammlung des Geologischen Staatsinstituts Hamburg (Odonata, Coleoptera, Megaloptera, Planipennia). *Mitt. geol. StInst. Hamb.,* **27** : 50-68, Taf. 14, 8 Abb.

WHALLEY, P. E. S., 1980. — Neuroptera (Insecta) in Amber from the lower Cretaceous of Lebanon. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.,* (Geol. Series), **33** (2) : 157-164.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990 (1991),
section C, nos 3-4 : 351-352.

Odonteobolca nom. nov. for *Odonteus* Agassiz, [1838] (Osteichthyes, Perciformes)

by Frank-Thorsten KRELL *

In 1978, KRIKKEN rediscovered the genus-group name *Odonteus* Samouelle, 1819, (Coleoptera). Six years later, he postulated this name as a valid senior synonym of *Bolboceras* Kirby, (1819) (KRIKKEN, 1984 : p. 23). The case is discussed in KRELL (1990). The author subscribes to the reestablishment of the name *Odonteus* Sam., because it helps to clarify a nomenclatural problem in Coleoptera without having to appeal to the International Commission on Zoological Nomenclature.

The name *Odonteus* Sam. had been forgotten until 1978. It was listed neither in catalogues nor in taxonomic publications and was therefore not considered by WHITE & MOY-THOMAS (1941) in their revision of fossil fish names.

The genus-group name *Odonteus* Agassiz, [1838], (date from WOODWARD & SHERBORN, 1890 : p. xxvii) (Perciformes), still in use (cfr. BLOT, 1988), is a junior homonym of the genus-group name *Odonteus* Samouelle, 1819, and has to be replaced by a nomen novum. Since it was not given to the late M. Jacques BLOT, formerly Institut de Paléontologie, Paris, to realize his intended revision of *Odonteus sparoides* Agassiz, type species of the genus (editors in litt.), the author introduces a *nomen novum* as follows :

Odonteobolca nom. nov. [gender ; masculine]
= *Odonteus* Agassiz, [1838], nec Samouelle, 1819

Based on the same root, the new name can be indexed similarly to the old one, and will not cause undue nomenclatural confusion.

DERIVATIO NOMINIS : The root of the old name *Odonteus* is combined with the proper name of the type locality (Monte Bolca, northern Italy, Lower Eocene) of *O. sparoides* (Agassiz) and *O. pygmaeus* (de Zigno) [1], the only two species which were placed in this genus.

* *Universität Tübingen, Zoologisches Institut, Lehrstuhl Spezielle Zoologie, Auf der Morgenstelle 28, D — W7400 Tübingen 1, Germany.*

1. Now (as junior synonym) in the genus *Acanthonemus* Agassiz, 1833 (BLOT, 1988).

REFERENCES

AGASSIZ, L., 1833-1843. — Recherches sur les Poissons Fossiles. Tome IV. Neuchâtel.

BLOT, J., 1988. — La représentation schématique des relations existant entre le squelette axial et le squelette interne des nageoires impaires chez un grand nombre de Téléostéens (formule Blot), permet de rectifier une erreur de détermination et de mettre en évidence la croissance allométrique des rayons épineux des nageoires impaires dans l'espèce *Acanthonemus subaureus* (de Blainville) de l'Éocène inférieur de Bolca (Italie du Nord). *C. r. Acad. Sci., Paris*, sér. II, **307** : 1131-1136.

KRELL, F.-T., 1990. — Nomenklaturische Bemerkungen zu diversen Taxa der Scarabaeoidea orb. terr. (Coleoptera). *Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer*, **86** : 103-114.

KRIKKEN, J., 1978. — The afro-asian Bolboceroides validus group (Coleoptera : Geotrupidae). *Zoöl. Meded. Leiden*, **52** : 301-311.

— 1984. — A generic reclassification of the afrotropical Bolboceratini (Coleoptera : Geotrupidae). *Zoöl. Meded. Leiden*, **58** : 23-45.

WHITE, E. I., & M. A. MOY-THOMAS, 1941. — Notes on the Nomenclature of Fossil Fishes. — Part III. Homonyms M-Z. *Ann. Mag. nat. Hist.*, Ser. 11, **7** : 395-400.

WOODWARD, A. S., & Ch. D. SHERBORN, 1890. — A catalogue of british fossil Vertebrata. London, Dulau.

Le comité de rédaction du Bulletin du Muséum *remercie les spécialistes qui ont bien voulu prêter leur concours pour le choix et l'examen critique des manuscrits reçus pour publication dans la section C au cours de l'année 1990 :*

A. BLIECK, Université Lille I, UER Sciences de la Terre, Laboratoire de paléobotanique, URA 1365 CNRS, 59655 Villeneuve d'Asq cedex.
J.-C. FISCHER, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.
R. GIOVANOLI, Laboratoire de Microscopie électronique, 3 Freiestrasse, Postfach 140, 3000 Berne 9, Suisse.
L. GINSBURG, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.
D. GOUJET, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.
J.-G. HARMELIN, Université d'Aix-Marseille 2, Centre d'Océanologie de Marseille, URA 41, Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille.
Y. PLUSQUELLEC, Laboratoire de Paléontologie et de Stratigraphie du Paléozoïque, Faculté des Sciences, 6, av Le Gorgeu, 29287 Brest cedex.
J.-C. RAGE, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, Université Paris VI, 4, place Jussieu, 75252 Paris cedex 05.
J. VACELET, Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille.

Achevé d'imprimer le 22 mars 1991.

Le Bulletin du 2e trimestre de l'année 1990 a été diffusé le 24 novembre 1990.

IMPRIMERIE NATIONALE

0 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnés). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnés). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — Gayet (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

T. 52 — Russell (D. E.) et Zhai Ren-Jie. — The paleogene of Asia : Mammals and stratigraphy. 1987, 490 p., 232 cartes, croquis et coupes stratigraphiques.

T. 53. — Russell (D. E.), Santoro (J. P.) et Sigogneau-Russell (D.). — Teeth revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 1988, 470 p., tabl. et illustr.

T. 54. — Véran (M.). — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels. 1988, 113 p., 38 fig., 6 tabl., 7 pl. phot.

T. 55. — Busson (G.) (Coordonné par). — Évaporites et Hydrocarbures. 1988, 138 p., 50 fig., 5 tabl.

T. 56. — Saint-Martin, J.-P. — Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. 1990, 366 p., 160 fig., 32 tabl., 10 pl. phot.

Réimpression

T. 10. — Roger (J.). — Buffon, « Les Époques de la nature ». Édition critique. 1988, 495 p. (1ère édit., 1962).

Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.